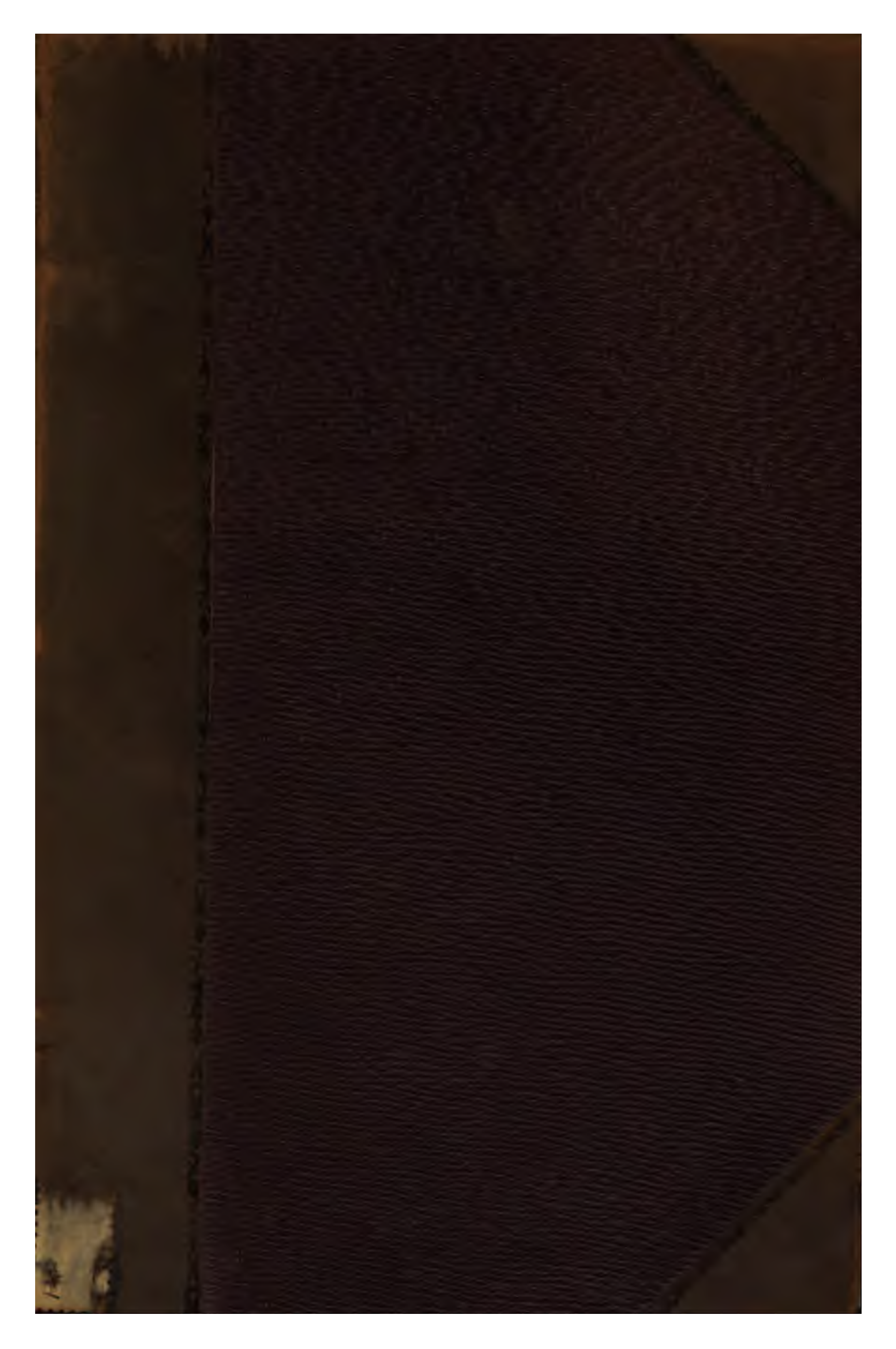
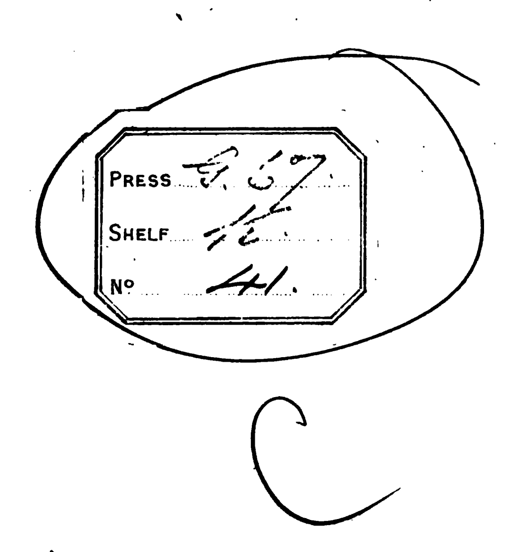
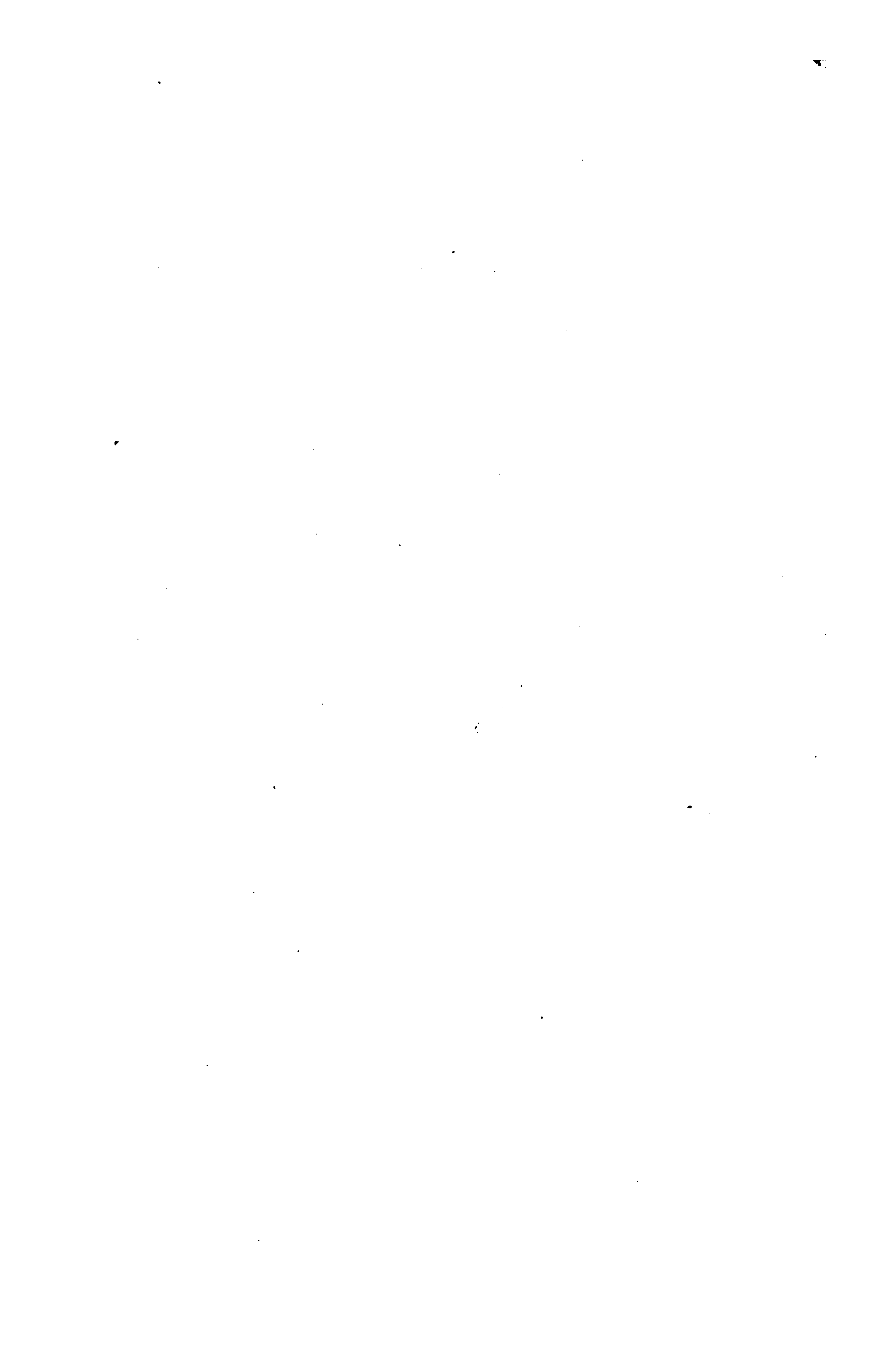





PRESS G. 57.
SHELF 12.
No 41.





DAS
BEWEGUNGSVERMÖGEN
DER PFLANZEN.

EINE KRITISCHE STUDIE ÜBER DAS GLEICHNAMIGE WERK

VON

CHARLES DARWIN

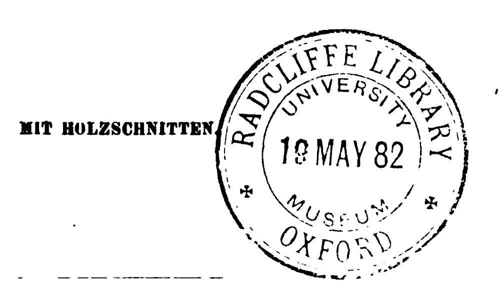
NEBST NEUEN UNTERSUCHUNGEN.

VON

DR. JULIUS WIESNER

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE DER PFLANZEN UND DIRECTOR DES PFLANZEN-PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTES AN DER K. K. UNIVERSITÄT IN WIEN.

MIT HOLZSCHNITTEN.



WIEN 1881.

ALFRED HÖLDER

K. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER

Rothenthurmstrasse 15.



VORWORT.

Die vorliegende Schrift bildet einen Beitrag zur Lehre von den Wachsthumsbewegungen der Pflanzen und ist in erster Linie einer auf experimenteller Grundlage fussenden kritischen Würdigung des Werkes Ch. Darwin's über das Bewegungsvermögen der Pflanzen gewidmet.

Da die in den nachfolgenden Blättern zu lösende Aufgabe in der Einleitung genügend exponirt wurde, so habe ich mich an dieser Stelle nur mit wenigen Bemerkungen an den Leser zu wenden.

Dieses Buch enthält nicht bloss eine Bestätigung, beziehungsweise Widerlegung der Forschungsergebnisse Darwin's, sondern auch eine Reihe selbstständiger, die Nutationsbewegungen der Pflanzenorgane betreffender Untersuchungen, zu welchen das genannte Werk Anregung gegeben; so z. B. über die Beziehung der Turgorausdehnung zum Wachsthum, über den Zusammenhang der Wachsthumsfähigkeit der Pflanzenorgane mit den Nutationsbewegungen, über die Umwandlung der undulirenden in die revolutive Nutation, über eine als „Zugwachsthum“ bezeichnete, noch ungenügend gekannte Nutationsform, über das Längenwachsthum gekappter Wurzeln, über das Zustandekommen des sog. Transversalheliotropismus, u. s. w.

Mit Rücksicht auf das grosse Interesse, welches Darwin's Werk auch ausserhalb des Kreises der Physiologen erregte, war ich bestrebt, dieser Schrift eine Form zu geben, welche es auch dem Nichtphysiologen ermöglicht, sich zu einer objectiven Auffassung jener Vorgänge, welche zur Discussion gelangen, zu erheben. Freilich musste zu diesem Behufe mancher dem Fachmanne geläufige Ausdruck präcisirt und Manches mit grösserer Breite, als den Physiologen lieb sein dürfte, vorgetragen werden. Ich kann desshalb nur an die Fachgenossen die Bitte richten, die betreffenden Stellen oder Blätter des Buches zu übergehen.

Die Lösung der im vorliegenden Buche aufgeworfenen Fragen erforderte zahlreiche Experimente, von welchen ich aber, um nicht zu ermüden, nur das zur Begründung der allgemeinen Sätze und zum Verständniss Nöthigste im Einzelnen mittheilen werde. Hingegen wird der Darlegung der Untersuchungsmethode grösserer Spielraum gegönnt werden, um den Leser in den Stand zu setzen, den innern Werth der vorgeführten Experimente genau beurtheilen zu können.

Bei der Durchführung der oft höchst mühevollen und grosse Sorgfalt erfordernden Versuche wurde ich, Monate hindurch, auf das Werkthätigste von Herrn Dr. Hanns Molisch, Eleven des pflanzenphysiologischen Instituts zu Wien, unterstützt. Auch mein langjähriger Mitarbeiter, Herr Dr. Karl Mikosch, Assistent am genannten Institute, hat an den im letzten Capitel mitgetheilten Versuchen über gerades und circumnutirendes Wachsthum der Pflanzenorgane thätigen Antheil genommen. Beiden Herren danke ich auf das Herzlichste für ihre förderliche Mitwirkung.

Wien, im Juli 1881.

J. Wiesner.

Inhalt.

Einleitung.

Der grosse britische Naturforscher, Charles Darwin, übergab vor einiger Zeit ein Werk pflanzenphysiologischen Inhaltes der Oeffentlichkeit, welches weitaus mehr als seine früheren auf das Leben der Gewächse Bezug nehmenden Schriften berufen erscheint, unsere Anschauungen über die Natur der lebenden Pflanze umzugestalten.

So reich an neuen, frappanten Beobachtungen, originellen und fruchtbringenden Ideen Darwin's anderweitige botanische Veröffentlichungen sind, wie z. B. seine allbekannten Schriften über Kletterpflanzen, über die Befruchtungsweise der Orchideen oder über insectenfressende Gewächse; sie alle stehen an Bedeutung zurück gegen das Werk, welches ich hier in's Auge fasse, das der berühmte Autor, unterstützt von seinem Sohne Francis, über das Bewegungsvermögen der Pflanze herausgab [1]).

Hatten jene Schriften botanischen Inhaltes — neben den grossen, allgemein biologischen Gesichtspunkten, die Darwin ja stets im Auge behält — unsere Detailkenntnisse erweitert, indem sie uns Lebensvorgänge bestimmter Pflan-

---

[1]) The power of movement in plants, London, John Murray, 1880. Deutsche Uebersetzung von J. Victor Carus: „Das Bewegungsvermögen der Pflanzen", Stuttgart, Schweizerbart, 1881. Ich werde im Nachfolgenden die Uebersetzung citiren, in Klammern aber stets die correspondirende Stelle des Originals angeben.

Seite

Fünftes Capitel.

Sechstes Capitel.

Siebentes Capitel.

Achtes Capitel.

Neuntes Capitel.

Zehntes Capitel.



Einleitung.

Der grosse britische Naturforscher, Charles Darwin, übergab vor einiger Zeit ein Werk pflanzenphysiologischen Inhaltes der Oeffentlichkeit, welches weitaus mehr als seine früheren auf das Leben der Gewächse Bezug nehmenden Schriften berufen erscheint, unsere Anschauungen über die Natur der lebenden Pflanze umzugestalten.

So reich an neuen, frappanten Beobachtungen, originellen und fruchtbringenden Ideen Darwin's anderweitige botanische Veröffentlichungen sind, wie z. B. seine allbekannten Schriften über Kletterpflanzen, über die Befruchtungsweise der Orchideen oder über insectenfressende Gewächse; sie alle stehen an Bedeutung zurück gegen das Werk, welches ich hier in's Auge fasse, das der berühmte Autor, unterstützt von seinem Sohne Francis, über das Bewegungsvermögen der Pflanze herausgab [1]).

Hatten jene Schriften botanischen Inhaltes — neben den grossen, allgemein biologischen Gesichtspunkten, die Darwin ja stets im Auge behält — unsere Detailkenntnisse erweitert, indem sie uns Lebensvorgänge bestimmter Pflan-

[1]) The pow[illegible] plants, London, John Murray, 1880. Deutsche Ueb[illegible]r Carus: „Das Bewegungsvermögen der [illegible] '81. Ich werde im Nachfolgen- [illegible] aber stets die correspon-

zengruppen enthüllten, Processe, welche bis dahin vielfach unbekannt und noch fast gänzlich unerkannt geblieben waren; so behandelt die zuletztgenannte Schrift Vorgänge, welche geradezu an jeder Pflanze zu Tage treten und für jede eine unerlässliche Lebensbedingung bilden sollen.

Früher hielt man die Pflanze im Vergleiche zum Thiere für bewegungslos und glaubte so ein sicheres Unterscheidungsmerkmal zwischen Beiden gefunden zu haben. Diese Auffassung ist lange aufgegeben worden, seitdem man die Bewegungen der Schwärmsporen, Spermatozoïden und zahlreiche spontane und auf äussere Reize erfolgende Bewegungen von Pflanzenorganen kennen lernte. Immerhin scheint uns der pflanzliche Organismus im Vergleiche zum Thiere fast bewegungslos.

Nach Darwin's Auffassung wetteifert aber die Pflanze im gewissen Sinne mit dem Thiere an Bewegungsfähigkeit. Denn während bei dem letztern nur die unwillkürlichen Muskeln, z. B. das Herz, in einer nie stille stehenden Bewegung begriffen sind, sollen die jüngsten wachsenden Pflanzentheile — und auch selbst viele schon ausgewachsene Organe — in continuirlich kreisender Bewegung sich befinden Nicht nur die jungen Stengel und Blätter, sich entwickelnde Blüthentheile, ja alle oberirdischen wachsenden Pflanzenorgane, auch die jungen Wurzelenden sollen fortwährend, so lange sie wachsen — also häufig selbst zur Winterszeit — ihre kreisenden, der directen Wahrnehmung sich entziehenden Bewegungen vollführen. Ein kühner Gedanke, fürwahr! Man denke nur an einen kräftigen Baum mit seiner hunderttausendblättrigen Krone, mit seinem Heer von Wurzelenden. Welche riesige Summe lebendiger Kraft tritt uns hier an einem Organismus entgegen, den wir anzusehen gewohnt sind als einen Sammler von Spannkräften, die vorzugsweise erst im Thiere und, wie wir meinten, nur in ganz geringem Masse in der Pflanze selbst in lebendige Kraft umgesetzt werden.

Aber diese grosse Summe lebendiger Kraft soll für die Pflanze nicht verloren gehen, denn diese kreisenden Bewegungen

sind nach Darwin's Auffassung für das Leben der Pflanze von der höchsten Wichtigkeit; nur diese Bewegungsweise befähigt beispielsweise die Wurzel, den Hindernissen im Boden auszuweichen, und nur eine Modification dieser Bewegung ist es, welche die Wurzel in den Stand setzen soll, in die Tiefe des Erdreichs einzudringen, den feuchten Bodentheilchen sich anzuschmiegen u. s. w.

Schon diese Andeutungen lassen deutlich erkennen, dass uns Darwin wieder ein Werk von höchster Originalität geliefert hat, welches nicht nur das Interesse des Physiologen, sondern auch das jedes Naturforschers und auch jedes nach allgemeiner Bildung Strebenden in Anspruch nehmen muss.

Ich lernte Darwin's umfangreiche Schrift sehr frühzeitig kennen, da der berühmte Autor die Güte hatte, mir das englische Original, gleich nachdem es die Presse verliess, zuzusenden. Ich nahm die Lectüre dieses merkwürdigen Buches sofort und mit um so lebendigerem Interesse auf, als ich seit Jahren mit dem Studium gewisser Bewegungsformen der Pflanze, namentlich mit jenen mich beschäftige, welche Licht und Schwerkraft an wachsenden Theilen der Pflanze hervorrufen.

Darwin's Buch enthält, wie ich mich alsbald überzeugte, wieder eine Fülle neuer interessanter Beobachtungen und geistreicher biologischer Bemerkungen über den Zweck der Bewegung für das Leben der Pflanze. Allein ich musste bald erkennen, dass Darwin hier ein Gebiet betreten, in welchem die Methode ebenso mächtig, und vielleicht ist es keine Uebertreibung, wenn ich sage, mächtiger ist, als das Genie, das Gebiet der experimentellen Pflanzenphysiologie, in welcher bei aller Schärfe der Fragestellung kein sicherer Schritt nach vorwärts gemacht werden kann, wenn nicht genaue physikalische oder chemische Methoden zur Lösung der Probleme in Anwendung gebracht werden. Darwin hat nun seinem Experimente nicht die erforderliche Strenge gegeben, wesshalb viele seiner Ergebnisse unsicher, ja zweifelhaft werden.

Ich musste schon auf Grund früher angestellter Beobachtungen manche in seinem Buche enthaltene Schlussfolfolgerung als nicht zutreffend erkennen. Dennoch blieb Vieles für mich noch räthselhaft und erst durch besonders angestellte Versuche konnte ich mir ein endgültiges Urtheil über die Probleme bilden, die Darwin in seinem Buche aufgeworfen und in seiner Art gelöst hat.

Ich muss schon jetzt bemerken, dass ich den Grundauffassungen des Autors über das Bewegungsvermögen der Pflanze und den meisten seiner Erklärungen über das Zustandekommen der Bewegungen nicht zustimmen kann. Nichtsdestoweniger wohnt dem Werke Darwin's, das uns hier beschäftigen wird, ein grosser bleibender Werth inne wegen der zahlreichen und höchst interessanten Thatsachen, die hier zum erstenmal beschrieben werden, wegen der meisterhaften biologischen Deutung, welche der Autor in Betreff zahlreicher Einrichtungen des pflanzlichen Organismus aussprach und endlich wegen des allerdings missglückten, aber in der geistvollsten Weise vorbereiteten und durchgeführten Versuchs, die überwiegende Mehrzahl der Bewegungen der Pflanze auf eine Einheit zurückzuführen.

Wenn ich es in den nachfolgenden Blättern unternehme, dem grossen Gelehrten zu opponiren, so gehorche ich darin nur meiner Pflicht als Forscher, welche gebietet, im Dienste der Wahrheit auch der grössten Autorität entgegenzutreten, freilich aber auch verbindet, als Waffen im Kampf nur wissenschaftlich berechtigte Argumente zu gebrauchen. Die Verehrung, welche ich — ich darf es mit Berufung auf alle meine Schriften aussprechen — Darwin stets bewiesen, wird durch dieses Buch nicht geschmälert, und ich hoffe, dass der Ton, in welchem die nachfolfolgenden Zeilen gehalten sind, hievon beredtes Zeugniss abgeben werde. Ich wünsche auch lebhaft, dass diese meine Verehrung nicht als blosses Zeichen persönlicher Sympathie für den edlen Charakter, sondern als schuldiger Tribut, welchen ich dem grossen Verdienste Darwin's zolle, betrachtet werde.

Es wird die Bemerkung nicht ganz überflüssig sein, dass durch die in dieser Schrift unternommene Bekämpfung der in Bezug auf die Bewegungsweise der Pflanzen von Darwin ausgesprochenen Anschauungen des grossen Forschers epochemachenden Ideen, auf welchen die moderne Descendenztheorie ruht, nicht im Mindesten berührt werden. Würden sich Darwin's Gedanken über die Einheit der meisten Bewegungsformen thatsächlich bewahrheiten, so hätte die Lehre von der Entwicklung hiedurch eine neue Illustration, nicht aber ein neues Argument gewonnen.

Ehe ich in eine detaillirte kritische Darstellung des Gegenstandes eingehe, dürfte es zweckmässig sein, in Kürze die wichtigsten jener Ansichten zu bezeichnen, die, weil ich sie für zweifelhaft, unrichtig oder bedenklich halte, in diesem Buche zur Discussion kommen werden, um so schon von vornherein die hauptsächlichsten Zielpunkte meiner Erörterungen klarzulegen und das Interesse hiefür zu erwecken.

Das Hauptergebniss des Darwin'schen Buches lässt sich folgendermassen kurz zusammenfassen. Das freie Ende jedes wachsenden Pflanzentheils zeigt eine eigenthümliche andauernde Bewegung, welche, meist ruckweise vor sich gehend, nahezu einem Kreise oder einer Ellipse, oder weil der betreffende Pflanzentheil in die Länge wächst, einer unregelmässigen Schraubenlinie folgt. Diese Bewegung nennt Darwin Circumnutation. Alle Bewegungen wachsender Pflanzentheile — und noch zahlreiche andere, die einstweilen ausser Betracht bleiben mögen — vor Allem die Bewegung zum Lichte oder von diesem weg (Heliotropismus), das Aufwärtsstreben der Stämme, das Abwärtswachsen der Wurzeln unter dem Einflusse der Schwerkraft (Geotropismus), und das Hinneigen nach feuchten Körpern (Hydrotropismus) sind nach Darwin's Auffassung nichts anderes als Modificationen der Circumnutation, nur specielle Fälle jener Urbewegung.

Was ist Circumnutation? Lange weiss man, dass die Stämme und andere Organe von Schlingpflanzen ohne jeden

directen Angriff oder Reiz von aussen kreisende Bewegungen ausführen und so befähigt werden, ihre Stützen zu umgreifen. Diese Bewegung dauert so lange, als die windenden Organe wachsen, ist denselben angeboren und nicht zu verwechseln mit der Erscheinung des Rankens (z. B. der Rebe), welche darauf beruht, dass durch Berührung das betreffende Organ — die Ranke — sich um die Stütze herumwindet, indem die berührte Stelle langsamer wächst oder geringer sich streckt als die entgegengesetzte und in Folge dessen concav wird.

Die kreisende Bewegung windender Organe ist vor Darwin als revolutive oder rotirende Nutation von Sachs genau beschrieben worden und beruht nach dessen allgemein acceptirter Ansicht darauf, dass an den Organen, z. B. den Stengeln, in der Richtung einer Schraubenlinie verstärktes Wachsthum auftritt und die Organe an diesen Stellen convex macht. Die im Wachsthum relativ zurückbleibende Gegenseite wird concav und das Organ muss sich in Form einer Schraube winden, es schlingt.

Darwin nennt nun die revolutive Nutation Circumnutation und stellt mit grosser Bestimmtheit die Ansicht auf, dass auch nicht windende Pflanzentheile, selbst unterirdische Organe, ja, wie schon bemerkt, alle wachsenden Organe — und auch noch viele ausgewachsene — circumnutiren.

Vom Standpunkte der Darwin'schen Theorie (Descendenzlehre) muss uns das allgemeine Vorhandensein der Circumnutation sehr plausibel erscheinen; denn so erklärte sich in der einfachsten Weise die Entstehung der Schlingpflanzen. Offenbar haben sich diese aus anderen nicht schlingenden Gewächsen hervorgebildet. Kömmt aber jedem der letztern die Fähigkeit zur Circumnutation, wenn auch im geringern Grade zu, so bilden die erstern für uns weiter keine Räthsel.

Allein ich kann die allgemeine Verbreitung der Circumnutation nicht zugeben, und halte dafür, dass viele hieher gezählte Erscheinungen nichts weiter sind, als der Ausdruck einer gewissen Ungleichmässigkeit im

Wachsthum der Organe, die uns von vornherein ganz plausibel erscheinen muss, die jeder Physiologe gewiss zugeben wird und die ich jetzt schon ganz kurz berühren will. Das Wachsthum eines Organs beruht auf dem Wachsthum seiner Zellen. Vergleicht man nun die Zellen selbst eines und desselben Gewebes, so findet man dieselben nicht völlig gleich in Grösse und Form, offenbar ist auch ihre Wachsthumsfähigkeit eine ungleiche. Das ist selbst bei jenen Organen der Fall, welche einen geraden Wuchs besitzen (orthotrope Organe nach Sachs), die völlig aufrecht sind und die einer gleichmässigen Beleuchtung ausgesetzt sind, also nicht heliotropisch werden können. Aber selbst in einem und demselben Gewebe solcher orthotroper Organe befinden sich Zellen ungleicher Art, also auch ungleicher Wachsthumsfähigkeit, in der Epidermis: Oberhautzellen, Spaltöffnungen, Haare; im Grundgewebe: Parenchym-, Collenchym- und Sklerenchym-Elemente, des reich gegliederten Gefässbündels hier einstweilen noch nicht zu gedenken. Lässt sich nun annehmen, dass alle diese heterogenen Elemente eines und desselben Organs in völlig gleichmässiger Weise wachsen werden, namentlich bei nicht vollkommen regelmässiger Anordnung der Gewebe, oder muss man nicht vielmehr die Annahme machen, dass eine gewisse kleine Unregelmässigkeit im Wachsthum, ein Hin- und Herzerren des an Länge zunehmenden Organs die Regel bilden muss?

Etwas anders liegt die Sache, wenn Zellen ungleicher Wachsthumsfähigkeit in ganz bestimmter Orientirung in dem Organe liegen; dann werden in bestimmter Weise sich vollziehende Bewegungen und Krümmungen eintreten, häufig, wie wir sehen werden, auch Circumnutation; oder aber viel einfachere, in einer einzigen Ebene erfolgende Bewegungen, die als Epinastie, Hyponastie, ferner als undulirende Nutation bekannt sind und die wir später werden genauer in's Auge fassen müssen.

Die meisten Fälle angeblicher Circumnutation sind aber combinirte Bewegungen, welche auf ungleichseitigem Wachsthum beruhen, die theils in der Organisation der Pflanze

begründet sind, theils durch äussere Kräfte, die bei einseitigem Angriff ein ungleichseitiges Wachsthum hervorrufen, bedingt werden; andere Fälle von Circumnutation sind, wie schon angedeutet, einfache Wachsthumsstörungen.

Letzteres ist ohne weitere Erklärung verständlich; um aber auch bezüglich der erstgenannten Form der Circumnutation meine Anschauung deutlich zu machen, führe ich folgendes Beispiel an. Der über den Keimblättern der Veitsbohne (Faba) stehende Keimstengel — der Epicotyl — ist *S*-förmig gekrümmt; sein oberer Theil wächst an der von den Cotylen abgewendeten, sein unterer Theil an der entgegengesetzten Seite stärker. Betrachten wir der Einfachheit halber nur den untern Theil. An diesem wächst die den Cotylen zugekehrte Seite stärker, als die entgegengesetzte. Dies bedingt eine Bewegung nach den Cotylen hin. Trifft das Licht von der Seite auf den Epicotyl, so lenkt es denselben in eine auf die erstgenannte Richtung senkrechte ab. Der Keimstengel macht dann, namentlich wenn er auch noch schief steht, jene zickzackförmigen Bewegungen, wie sie von Darwin häufig beobachtet und gleichfalls als Circumnutation ausgegeben wurden. Hier ist aber die Bewegung eine combinirte und die dabei thätigen Componenten lassen sich leicht und sicher nachweisen.

Darwin's auf die Verbreitung der Circumnutation Bezug nehmenden Auffindungen reduciren sich auf die Thatsache, dass bei manchen Pflanzenorganen, welche nicht winden, eine Anlage zu dieser kreisenden Bewegung nachweislich ist, welche in kleinen, dem freien Auge gewöhnlich unmerkbaren Wendungen der Spitze derselben zum Ausdrucke kömmt.

Die gemachten Andeutungen über die Natur der Circumnutation lassen auch schon erkennen, dass die Zurückführung der Bewegungsformen wachsender Organe auf Circumnutation nicht statthaft ist.

Es geht übrigens auch schon aus der angeführten, später zu begründenden Thatsache, dass die Circumnutation keine allgemeine Eigenschaft wachsender Pflanzentheile bildet, her-

vor, dass der Satz Darwin's, die Bewegungen wachsender Pflanzentheile seien nichts anderes als Modificationen von Circumnutation, in seiner Allgemeinheit nicht richtig ist. Allein dieser Satz könnte doch im beschränkten Masse sich bewahrheiten. Es wäre ja möglich, dass einzelne Bewegungsformen wachsender Pflanzentheile sich als specielle Fälle der Circumnutation zu erkennen geben. Ich werde jedoch thatsächlich zu begründen in der Lage sein, dass jener Satz auch in der zuletzt gegebenen beschränkten Fassung nicht aufrecht erhalten werden kann, und dass die von Darwin angeführten Experimente in der genannten Richtung nicht beweiskräftig sind. —

Die zahlreichen Formen von Bewegungen wachsender Pflanzentheile legen den Wunsch nahe, dieselben auf einen Grund zurückzuführen und Darwin hofft dies zu erreichen, indem er sie alle aus einer Urbewegung, der Circumnutation, ableitet. Leider lässt sich seine Theorie nicht aufrecht erhalten. Doch hoffe ich, zeigen zu können, dass unsere derzeitigen Erfahrungen bereits erlauben, alle diese verschiedenartigen Bewegungen auf eine Einheit zurückzuführen. —

Darwin nimmt in Uebereinstimmung mit der herschenden Lehre positiven und negativen Heliotropismus an; ersteren bezeichnet er kurzweg als Heliotropismus, letzteren als Apheliotropismus. Hingegen führt er uns als Diaheliotropismus eine vom Lichte abhängige Bewegungsform von Pflanzentheilen vor, welche in dem von ihm vorgetragenen Sinne nicht wird aufrecht erhalten werden können.

Darwin's Diaheliotropismus ist vollkommen identisch mit Frank's vielbestrittenem Transversalheliotropismus. Hierunter ist die Tendenz gewisser Organe, eine zum einfallenden Lichte senkrechte Lage anzunehmen, zu verstehen. Dass Organe existiren, welche eine derartige Richtung zum Lichte nehmen, kann nicht bestritten werden, und die meisten Laubblätter zeigen diese Erscheinung in meist sehr auffälliger Weise. Frank's Meinung zufolge ist die Eignung zum Transversalheliotropismus den Organen so angeboren, wie die zum gewöhnlichen Heliotropismus. Seiner Ansicht zu-

folge sind gewisse Organe, z. B. Stengel und Wurzeln (gemein-) heliotropisch, andere, wie die Blätter, transversalheliotropisch. Im ersteren Falle stellen sich die Pflanzentheile in die Richtung, im letzteren Falle senkrecht auf die Richtung des einfallenden Lichtes. Diese Ansicht ist mit vollstem Rechte zurückgewiesen worden. Der gemeine Heliotropismus ist mechanisch ganz verständlich: ein einseitig beleuchteter Pflanzentheil wächst an der Licht- und Schattenseite ungleichmässig und krümmt sich in Folge dessen zum Lichte hin oder von diesem weg; das Ziel der Bewegung kann kein anderes sein als die Parallelstellung mit dem Lichte; ist diese erreicht, so kann von einem ungleichmässigen Wachsthum durch Lichteinfluss keine Rede mehr sein. Hingegen ist es derzeit mechanisch gar nicht vorstellbar, wie durch auf das Wachsthum wirkende Lichteinflüsse Transversalheliotropismus zu Stande kommen könnte.

Darwin steht im Grunde genommen auf dem Frank'schen Standpunkte und hält dafür, dass die Blätter in Folge der Lichtwirkung sich senkrecht zum einfallenden Lichte zu stellen trachten. Eine mechanische Erklärung für dieses Verhalten zu geben, hat er nicht versucht. Durch die als erwiesen hingestellte Angabe, dass der Diaheliotropismus nur eine Form der Circumnutation sei, wird die Sache nicht klarer. Es wird sich herausstellen, dass man auf Grund von feststehenden Thatsachen und ohne jede hypothetische Beihülfe die Eigenschaft der Blätter, sich quer zum Lichte zu stellen, erklären kann, und dass ein Diaheliotropismus gar nicht existirt. —

Ueber die durch die Schwerkraft hervorgerufenen Bewegungserscheinungen der Pflanzentheile habe ich ein Gleiches zu sagen. In Uebereinstimmung mit den heute in der Pflanzenphysiologie herrschenden Anschauungen nimmt Darwin positiven und negativen Geotropismus an. Der erstere, von ihm kurzweg als Geotropismus bezeichnet, zwingt gewisse wachsende Organe, vor allem die Wurzeln in die vertical nach abwärts gekehrte Lage. Der letztere, von Darwin Apogeotropismus genannt, an wachsenden Stengeln

am deutlichsten zu beobachten, richtet die wachsenden Pflanzentheile nach aufwärts.

Was Darwin als Diageotropismus bezeichnet, ist der schon von Frank behauptete, hart angefeindete und, wie es schien, als besondere Bewegungsform definitiv beseitigte Transversalgeotropismus. Es giebt Pflanzentheile, welche unter nachweislichem Einflusse der Schwere sich beiläufig horizontal stellen; wie Frank, meint auch Darwin, dass diese Lage gleich der (gemeinen) geotropischen durch die Schwerkraft hervorgerufen werde. Es wird sich aber herausstellen, dass der Diageotropismus gleich dem Diaheliotropismus eine combinirte Bewegungserscheinung ist. —

Ich muss mich weiter gegen eine andere Auffassung wenden, die auf unvollständigen Beobachtungen beruht und die ich um so eindringlicher auf ihren wahren Werth prüfen muss, als beim Festhalten an derselben die auf Wachsthum beruhenden Bewegungserscheinungen, wie ich glaube, uns in einem falschen Lichte erscheinen würden. Ich meine hier Darwin's Ansicht, dass alle von ihm auf Circumnutation zurückgeführten Bewegungsformen sich als Reizphänomene zu erkennen geben, indem eine stellenweise angeregte Bewegung sich von selbst auf die benachbarten Theile der gereizten Organe übertrage, selbst auf solche, welche direct gar nicht reizbar sind.

Ich muss dies, der leichtern Verständlichkeit halber, näher auseinandersetzen. Wenn ich einen wachsenden Stengel vor mir habe, so ist eine bestimmte Strecke direct bewegungsfähig, z. B. heliotropisch. Wirkt also das Licht auf dieses Stück ein, so krümmt es sich. Beleuchte ich aber den untern Theil des heliotropisch krümmungsfähigen Stengeltheiles, so wendet er sich nicht gegen das Licht. Setze ich hingegen den oberen Theil dem Lichte aus, während der untere in voller Finsterniss sich befindet, so krümmt sich dieser wie jener. Darwin schliesst daraus, dass die heliotropische Bewegungsfähigkeit auf den unten gar nicht heliotropisch krümmungsfähigen, sich von dem oberen durch das Licht gereizten Theil fortgepflanzt habe. Der Augenschein

ist allerdings dieser Auffassung günstig. Ich werde aber zeigen, dass die heliotropischen Krümmungen sich auf im Dunkeln befindliche Theile nicht fortpflanzen, selbst nicht auf Theile, welche heliotropisch empfindlich sind.

Was hier bezüglich der heliotropischen Bewegungen einstweilen behauptet, später aber begründet werden soll, gilt auch für fast[1]) alle anderen, auf einseitigem Wachsthume beruhenden Bewegungen. Während Darwin annimmt, dass bei den auf Circumnutation zurückzuführenden Bewegungen der äussere Einfluss (Licht, Schwere etc.) als Reiz wirke und seine Wirkung sich fortpflanze, werde ich zeigen, dass diese Einflüsse nur an Ort und Stelle eine Wirkung auszuüben vermögen, und vor Allem nachweisen, dass Heliotropismus nur an solchen Pflanzentheilen in Erscheinung treten kann, welche direct beleuchtet werden und heliotropisch reagiren, während Darwin der Ansicht ist, dass diese Bewegungen auch an direct nicht reactionsfähigen Organtheilen hervorgerufen werden können.

Während Darwin die Schwere auf die Wurzelspitze, die gar nicht geotropisch krümmungsfähig ist, wirken lässt und zu beweisen trachtet, dass von der Spitze aus ein Reiz ausgehe, welcher in der stark wachsenden Region der Wurzel die Abwärtskrümmung hervorrufe, werde ich zeigen, dass die Abwärtskrümmung durch die Schwerkraft dort eingeleitet wird, wo sie später in Erscheinung tritt, und dass überhaupt der Wurzelspitze nicht jene merkwürdigen, uns ganz geheimnissvoll gegen-

[1]) Den negativen Geotropismus scheint Darwin nicht als Reizphänomen aufzufassen; zum Mindesten schreibt er dem betreffenden Organe nicht die Eignung zu, die geotropische Einwirkung auf benachbarte Theile übertragen zu können. Doch werde ich mit aller Sicherheit zeigen können, dass man die bezüglich des positiven Geotropismus herangezogenen Argumente auch auf den negativen anwenden könnte. Die Schlussfolgerung wäre freilich auch eine unrichtige.

übertretenden Eigenschaften zukommen, welche Darwin ihr zuschreibt, und die ihn schliesslich zu dem Ausspruche bringen, dass dieser Theil der Wurzel alle ihre Bewegungen leite und in ähnlicher Weise fungire, wie etwa das Gehirn eines niedern Thieres. —

Sehr merkwürdig sind die Beobachtungen, welche Darwin über den Einfluss von Druck und gewissen Verletzungen auf die jüngste Partie der Wurzel vorführt. Die diesbezüglichen Thatsachen sind in physiologischer wie in biologischer Beziehung im hohen Grade interessant und bilden die werthvollste Partie des Buches. Die betreffenden Erscheinungen lassen, wie ich zeigen werde, eine einfachere Auffassung bezüglich der Ursache ihres Zustandekommens zu als die, welche ihm von Darwin gegeben wurde.

Auf eine Erklärung über die Mechanik dieser Bewegungen werde ich mich nicht einlassen, sondern mich begnügen, ihre Existenz durch möglichst genaue Experimente zu bekräftigen. —

Es ist noch ein wichtiger Punkt zu berühren, in welchem ich mich Darwin's Auffassung nicht anschliessen kann, der nämlich, dass alle Nutations-Bewegungen (diese im engeren Sinne genommen, Heliotropismus, Geotropismus etc.) nicht auf Wachsthum beruhen, sondern blos auf Turgor und Dehnung der Wand. Turgorausdehnung der Wand ist aber selbst nur ein einzelner, freilich massgebender Wachsthumsfactor. Einstweilen genüge die Bemerkung, dass alle Nutations-Bewegungen sich nur an wachsthumsfähigen Pflanzentheilen und auch nur unter den Bedingungen des Wachsthums vollziehen, und schon diese Thatsachen lassen die Darwin'sche Auffassung zweifelhaft erscheinen.

Gegen die hier kurz angeführten Ansichten und Behauptungen, die indess die wichtigsten theoretischen Ergebnisse des Darwin'schen Buches betreffen, werde ich mich in den nachfolgenden Blättern zu wenden haben.

Ich muss aber auch noch einige Bemerkungen bezüglich der von Darwin angewendeten Untersuchungsmethoden vorbringen.

ist allerdings dieser Auffassung günstig. Ich werde aber zeigen, dass die heliotropischen Krümmungen sich auf im Dunkeln befindliche Theile nicht fortpflanzen, selbst nicht auf Theile, welche heliotropisch empfindlich sind.

Was hier bezüglich der heliotropischen Bewegungen einstweilen behauptet, später aber begründet werden soll, gilt auch für fast [1]) alle anderen, auf einseitigem Wachsthume beruhenden Bewegungen. Während Darwin annimmt, dass bei den auf Circumnutation zurückzuführenden Bewegungen der äussere Einfluss (Licht, Schwere etc.) als Reiz wirke und seine Wirkung sich fortpflanze, werde ich zeigen, dass diese Einflüsse nur an Ort und Stelle eine Wirkung auszuüben vermögen, und vor Allem nachweisen, dass Heliotropismus nur an solchen Pflanzentheilen in Erscheinung treten kann, welche direct beleuchtet werden und heliotropisch reagiren, während Darwin der Ansicht ist, dass diese Bewegungen auch an direct nicht reactionsfähigen Organtheilen hervorgerufen werden können.

Während Darwin die Schwere auf die Wurzelspitze, die gar nicht geotropisch krümmungsfähig ist, wirken lässt und zu beweisen trachtet, dass von der Spitze aus ein Reiz ausgehe, welcher in der stark wachsenden Region der Wurzel die Abwärtskrümmung hervorrufe, werde ich zeigen, dass die Abwärtskrümmung durch die Schwerkraft dort eingeleitet wird, wo sie später in Erscheinung tritt, und dass überhaupt der Wurzelspitze nicht jene merkwürdigen, uns ganz geheimnissvoll gegen-

---

[1]) Den negativen Geotropismus scheint Darwin nicht als Reizphänomen aufzufassen; zum Mindesten schreibt er dem betreffenden Organe nicht die Eignung zu, die geotropische Einwirkung auf benachbarte Theile übertragen zu können. Doch werde ich mit aller Sicherheit zeigen können, dass man die bezüglich des positiven Geotropismus herangezogenen Argumente auch auf den negativen anwenden könnte. Die Schlussfolgerung wäre freilich auch eine unrichtige.

übertretenden Eigenschaften zukommen, welche Darwin ihr zuschreibt, und die ihn schliesslich zu dem Ausspruche bringen, dass dieser Theil der Wurzel alle ihre Bewegungen leite und in ähnlicher Weise fungire, wie etwa das Gehirn eines niedern Thieres. —

Sehr merkwürdig sind die Beobachtungen, welche Darwin über den Einfluss von Druck und gewissen Verletzungen auf die jüngste Partie der Wurzel vorführt. Die diesbezüglichen Thatsachen sind in physiologischer wie in biologischer Beziehung im hohen Grade interessant und bilden die werthvollste Partie des Buches. Die betreffenden Erscheinungen lassen, wie ich zeigen werde, eine einfachere Auffassung bezüglich der Ursache ihres Zustandekommens zu als die, welche ihm von Darwin gegeben wurde.

Auf eine Erklärung über die Mechanik dieser Bewegungen werde ich mich nicht einlassen, sondern mich begnügen, ihre Existenz durch möglichst genaue Experimente zu bekräftigen. —

Es ist noch ein wichtiger Punkt zu berühren, in welchem ich mich Darwin's Auffassung nicht anschliessen kann, der nämlich, dass alle Nutations-Bewegungen (diese im engeren Sinne genommen, Heliotropismus, Geotropismus etc.) nicht auf Wachsthum beruhen, sondern blos auf Turgor und Dehnung der Wand. Turgorausdehnung der Wand ist aber selbst nur ein einzelner, freilich massgebender Wachsthumsfactor. Einstweilen genüge die Bemerkung, dass alle Nutations-Bewegungen sich nur an wachsthumsfähigen Pflanzentheilen und auch nur unter den Bedingungen des Wachsthums vollziehen, und schon diese Thatsachen lassen die Darwin'sche Auffassung zweifelhaft erscheinen.

Gegen die hier kurz angeführten Ansichten und Behauptungen, die indess die wichtigsten theoretischen Ergebnisse des Darwin'schen Buches betreffen, werde ich mich in den nachfolgenden Blättern zu wenden haben.

Ich muss aber auch noch einige Bemerkungen bezüglich der von Darwin angewendeten Untersuchungsmethoden vorbringen.

ist allerdings dieser Auffassung günstig. Ich werde aber zeigen, dass die heliotropischen Krümmungen sich auf im Dunkeln befindliche Theile nicht fortpflanzen, selbst nicht auf Theile, welche heliotropisch empfindlich sind.

Was hier bezüglich der heliotropischen Bewegungen einstweilen behauptet, später aber begründet werden soll, gilt auch für fast[1]) alle anderen, auf einseitigem Wachsthume beruhenden Bewegungen. Während Darwin annimmt, dass bei den auf Circumnutation zurückzuführenden Bewegungen der äussere Einfluss (Licht, Schwere etc.) als Reiz wirke und seine Wirkung sich fortpflanze, werde ich zeigen, dass diese Einflüsse nur an Ort und Stelle eine Wirkung auszuüben vermögen, und vor Allem nachweisen, dass Heliotropismus nur an solchen Pflanzentheilen in Erscheinung treten kann, welche direct beleuchtet werden und heliotropisch reagiren, während Darwin der Ansicht ist, dass diese Bewegungen auch an direct nicht reactionsfähigen Organtheilen hervorgerufen werden können.

Während Darwin die Schwere auf die Wurzelspitze, die gar nicht geotropisch krümmungsfähig ist, wirken lässt und zu beweisen trachtet, dass von der Spitze aus ein Reiz ausgehe, welcher in der stark wachsenden Region der Wurzel die Abwärtskrümmung hervorrufe, werde ich zeigen, dass die Abwärtskrümmung durch die Schwerkraft dort eingeleitet wird, wo sie später in Erscheinung tritt, und dass überhaupt der Wurzelspitze nicht jene merkwürdigen, uns ganz geheimnissvoll gegen-

[1]) Den negativen Geotropismus scheint Darwin nicht als Reizphänomen aufzufassen; zum Mindesten schreibt er dem betreffenden Organe nicht die Eignung zu, die geotropische Einwirkung auf benachbarte Theile übertragen zu können. Doch werde ich mit aller Sicherheit zeigen können, dass man die bezüglich des positiven Geotropismus herangezogenen Argumente auch auf den negativen anwenden könnte. Die Schlussfolgerung wäre freilich auch eine unrichtige.

übertretenden Eigenschaften zukommen, welche Darwin ihr zuschreibt, und die ihn schliesslich zu dem Ausspruche bringen, dass dieser Theil der Wurzel alle ihre Bewegungen leite und in ähnlicher Weise fungire, wie etwa das Gehirn eines niedern Thieres. —

Sehr merkwürdig sind die Beobachtungen, welche Darwin über den Einfluss von Druck und gewissen Verletzungen auf die jüngste Partie der Wurzel vorführt. Die diesbezüglichen Thatsachen sind in physiologischer wie in biologischer Beziehung im hohen Grade interessant und bilden die werthvollste Partie des Buches. Die betreffenden Erscheinungen lassen, wie ich zeigen werde, eine einfachere Auffassung bezüglich der Ursache ihres Zustandekommens zu als die, welche ihm von Darwin gegeben wurde.

Auf eine Erklärung über die Mechanik dieser Bewegungen werde ich mich nicht einlassen, sondern mich begnügen, ihre Existenz durch möglichst genaue Experimente zu bekräftigen. —

Es ist noch ein wichtiger Punkt zu berühren, in welchem ich mich Darwin's Auffassung nicht anschliessen kann, der nämlich, dass alle Nutations-Bewegungen (diese im engeren Sinne genommen, Heliotropismus, Geotropismus etc.) nicht auf Wachsthum beruhen, sondern blos auf Turgor und Dehnung der Wand. Turgorausdehnung der Wand ist aber selbst nur ein einzelner, freilich massgebender Wachsthumsfactor. Einstweilen genüge die Bemerkung, dass alle Nutations-Bewegungen sich nur an wachsthumsfähigen Pflanzentheilen und auch nur unter den Bedingungen des Wachsthums vollziehen, und schon diese Thatsachen lassen die Darwin'sche Auffassung zweifelhaft erscheinen.

Gegen die hier kurz angeführten Ansichten und Behauptungen, die indess die wichtigsten theoretischen Ergebnisse des Darwin'schen Buches betreffen, werde ich mich in den nachfolgenden Blättern zu wenden haben.

Ich muss aber auch noch einige Bemerkungen bezüglich der von Darwin angewendeten Untersuchungsmethoden vorbringen.

ist allerdings dieser Auffassung günstig. Ich werde aber zeigen, dass die heliotropischen Krümmungen sich auf im Dunkeln befindliche Theile nicht fortpflanzen, selbst nicht auf Theile, welche heliotropisch empfindlich sind.

Was hier bezüglich der heliotropischen Bewegungen einstweilen behauptet, später aber begründet werden soll, gilt auch für fast[1]) alle anderen, auf einseitigem Wachsthume beruhenden Bewegungen. Während Darwin annimmt, dass bei den auf Circumnutation zurückzuführenden Bewegungen der äussere Einfluss (Licht, Schwere etc.) als Reiz wirke und seine Wirkung sich fortpflanze, werde ich zeigen, dass diese Einflüsse nur an Ort und Stelle eine Wirkung auszuüben vermögen, und vor Allem nachweisen, dass Heliotropismus nur an solchen Pflanzentheilen in Erscheinung treten kann, welche direct beleuchtet werden und heliotropisch reagiren, während Darwin der Ansicht ist, dass diese Bewegungen auch an direct nicht reactionsfähigen Organtheilen hervorgerufen werden können.

Während Darwin die Schwere auf die Wurzelspitze, die gar nicht geotropisch krümmungsfähig ist, wirken lässt und zu beweisen trachtet, dass von der Spitze aus ein Reiz ausgehe, welcher in der stark wachsenden Region der Wurzel die Abwärtskrümmung hervorrufe, werde ich zeigen, dass die Abwärtskrümmung durch die Schwerkraft dort eingeleitet wird, wo sie später in Erscheinung tritt, und dass überhaupt der Wurzelspitze nicht jene merkwürdigen, uns ganz geheimnissvoll gegen-

---

[1]) Den negativen Geotropismus scheint Darwin nicht als Reizphänomen aufzufassen; zum Mindesten schreibt er dem betreffenden Organe nicht die Eignung zu, die geotropische Einwirkung auf benachbarte Theile übertragen zu können. Doch werde ich mit aller Sicherheit zeigen können, dass man die bezüglich des positiven Geotropismus herangezogenen Argumente auch auf den negativen anwenden könnte. Die Schlussfolgerung wäre freilich auch eine unrichtige.

übertretenden Eigenschaften zukommen, welche Darwin ihr zuschreibt, und die ihn schliesslich zu dem Ausspruche bringen, dass dieser Theil der Wurzel alle ihre Bewegungen leite und in ähnlicher Weise fungire, wie etwa das Gehirn eines niedern Thieres. —

Sehr merkwürdig sind die Beobachtungen, welche Darwin über den Einfluss von Druck und gewissen Verletzungen auf die jüngste Partie der Wurzel vorführt. Die diesbezüglichen Thatsachen sind in physiologischer wie in biologischer Beziehung im hohen Grade interessant und bilden die werthvollste Partie des Buches. Die betreffenden Erscheinungen lassen, wie ich zeigen werde, eine einfachere Auffassung bezüglich der Ursache ihres Zustandekommens zu als die, welche ihm von Darwin gegeben wurde.

Auf eine Erklärung über die Mechanik dieser Bewegungen werde ich mich nicht einlassen, sondern mich begnügen, ihre Existenz durch möglichst genaue Experimente zu bekräftigen. —

Es ist noch ein wichtiger Punkt zu berühren, in welchem ich mich Darwin's Auffassung nicht anschliessen kann, der nämlich, dass alle Nutations-Bewegungen (diese im engeren Sinne genommen, Heliotropismus, Geotropismus etc.) nicht auf Wachsthum beruhen, sondern blos auf Turgor und Dehnung der Wand. Turgorausdehnung der Wand ist aber selbst nur ein einzelner, freilich massgebender Wachsthumsfactor. Einstweilen genüge die Bemerkung, dass alle Nutations-Bewegungen sich nur an wachsthumsfähigen Pflanzentheilen und auch nur unter den Bedingungen des Wachsthums vollziehen, und schon diese Thatsachen lassen die Darwin'sche Auffassung zweifelhaft erscheinen.

Gegen die hier kurz angeführten Ansichten und Behauptungen, die indess die wichtigsten theoretischen Ergebnisse des Darwin'schen Buches betreffen, werde ich mich in den nachfolgenden Blättern zu wenden haben.

Ich muss aber auch noch einige Bemerkungen bezüglich der von Darwin angewendeten Untersuchungsmethoden vorbringen.

Jeder Kenner der Darwin'schen Schriften wird in dem Autor gewiss auch den erfindungsreichen Experimentator bewundert haben, und Jeder, der seine Beobachtungen wiederholte, wird ihm auch das Zeugniss grösster Verlässlichkeit nicht versagen können.

Man muss sich wahrlich auch wundern, wie ungemein einfach alle seine Experimente sind, wie die naheliegendsten Gebrauchsgegenstände, die Jedermann zur Hand sind, von ihm zu den Versuchen herangezogen werden. Mit einigen Wachszündern findet er die Aequivalenz zwischen intermittirender und constanter Beleuchtung beim Heliotropismus, völlig unabhängig von mir, aber in Uebereinstimmung mit dem Ergebnisse meiner Untersuchung, zu dem ein eigens construirter Apparat und eine Lichtquelle von constanter Leuchtkraft mir erforderlich schien.

Darwin's Art zu experimentiren hat offenbar ihre Lichtseite: das Experiment ist für Jedermann, selbst für den Laien durchsichtig und kann leicht nachgeahmt werden. Man darf aber auch die Schattenseite dieser Art zu experimentiren nicht übersehen. Solche Versuche sind doch ungenau und erlauben dann keine sichere oder doch nur eine bedingt richtige Schlussfolge.

Wie viele schöne Entdeckungen hat Darwin mit seinen schlichten Experimenten gemacht, und auch das Buch, mit dem wir uns beschäftigen, beweist dies neuerdings. Allein ich muss hinzufügen, dass auf diese Weise auch vieles Unsichere, ja Unrichtige sich eingeschlichen hat. So ist Darwin beispielsweise gezwungen, bei seinen heliotropischen Studien die Beziehung zwischen Lichtstärke und dem Grade der heliotropischen Beugung des Organs festzustellen. Er bedient sich entweder des Tageslichtes, das er in primitiver Weise durch Vorhänge u. dgl. abdämpft, oder irgend einer Lampe, während es doch nöthig gewesen wäre, mit einer Lichtquelle von constanter Leuchtkraft zu operiren. Deshalb entging ihm aber auch die etwas verwickelte Beziehung, welche zwischen Lichtstärke und heliotropischem Effecte besteht, und wir finden bei ihm so häufig die irrthümliche

Angabe, dass trübes Licht nur schwachen, helles Licht aber starken Heliotropismus hervorzurufen im Stande ist.

Selbst die Methode, welche für Darwin's Untersuchung von der grössten Wichtigkeit ist, nämlich die Methode zur Feststellung der Circumnutation, ist mit einem sehr fühlbaren Fehler, welcher die Richtigkeit vieler seiner Diagramme in Frage stellt, behaftet.

Trotz dieses, wie ich zeigen werde, sehr auffälligen Mangels hat Darwin mit seiner Art, die Circumnutation der Pflanzentheile zu ermitteln, manche sehr werthvolle Auffindung gemacht. Dennoch ist die Methode zu unvollkommen, um die entscheidende Frage zu lösen, ob nämlich dieser Bewegungsvorgang alle wachsenden Pflanzentheile, ja fast alle zur Bewegung geeigneten Organe beherrscht.

Ich werde deshalb auch bei Discussion mancher seiner Entdeckungen mich gegen die Methode zu wenden haben.

Endlich werde ich, meiner Ueberzeugung folgend, auch Einiges gegen die allgemeinen Betrachtungen Darwin's einwenden müssen, wobei ich freilich befürchte, vielfach auf Opposition zu stossen. Die grosse weitausblickende Grundansicht seines tiefen Geistes über die Natur der Organismen führt ihn fortwährend auf die freilich nicht genug zu betonende Einheit derselben, auf die Zusammengehörigkeit der Pflanzen und Thiere. Nun will es mir aber scheinen, dass die von Darwin vielfach angedeutete Analogie zwischen den Circumnutations - Bewegungen der Pflanzen und den Bewegungen der Thiere, der Vergleich der Wurzelspitze, „welche das Vermögen hat, die benachbarten Theile zu leiten", mit dem Gehirn der niederen Thiere weiter geht, als mit einer nüchternen Naturerforschung verträglich ist. Da Darwin die jedenfalls viel einfacheren Processe der Nutation nicht zu erklären im Stande ist, so wird durch Parallelisirung derselben mit den noch viel räthselhafteren Vorgängen im thierischen Organismus nicht nur nichts gewonnen, im Gegentheile, wir entfernen uns dadurch von unserem Ziele. Es liegt die Vermuthung nahe, und ich hoffe

wenigstens zum Theile den Nachweis liefern zu können, dass viele von den räthselhaften Bewegungs-Erscheinungen der Pflanze auf einfache mechanische Processe zurückzuführen sind. Sind diese Bewegungsformen aber einmal naturwissenschaftlich, d. h. mechanisch erklärt, dann erschiene es berechtigter, sie herabzuziehen, um die uns analog erscheinenden, aber gewiss complicirten Vorgänge im thierischen Organismus begreifen zu lernen.

Wie der Physiker durch die Wellenbewegung des Wassers auf die Erklärung der Schallphänomene geführt wurde, so müssen auch wir von dem Einfachen zum Verwickelten fortzuschreiten suchen. In diesem Sinne ist der Vergleich einer Erscheinung mit einer andern erlaubt, das umgekehrte Verfahren kann zur Erklärung des Phänomens nichts beitragen; eher steht zu befürchten, dass dieser Weg zur Unsicherheit führt.

Darwin's Vergleich der Pflanze mit dem Thiere zeichnet sich stets durch Geist und Originalität aus und gewährt uns auch dann einen geistigen Genuss, wenn wir ihm unsere Zustimmung versagen müssen. Allein diese Excurse haben auch ihre bedenkliche Seite, indem sie weniger begabte Naturforscher zur Nacheiferung anspornen und zu einer speculativen, von der strengen Forschung abgekehrten Richtung hinleiten, welche vor nicht allzu langer Zeit als ein wahrer Hemmschuh für die Wissenschaft von den Organismen sich gezeigt hat.

Erstes Capitel.

Uebersicht über die Bewegungsformen im Pflanzenreiche.

Es war früher die heute als vollständig irrthümlich erkannte Ansicht verbreitet, dass der Pflanze im Gegensatze zum Thiere keinerlei selbständige Bewegung zukomme.

Durch Darwin's Werk wurde dieser Satz in einer ungeahnten Weise umgestaltet; jeder wachsende und mancher schon ausgewachsene Pflanzentheil, selbst die unterirdischen Organe, bewegen sich unaufhörlich, bei Tag und Nacht, sie circumnutiren.

Da Darwin in dieser Circumnutation gewissermassen eine Urbewegung sieht, auf die die meisten andern Bewegungsformen der Pflanzenorgane sich zurückführen lassen, so dürfte es sich empfehlen, hier zunächst eine Uebersicht über die im Pflanzenreiche vorkommenden Bewegungs-Erscheinungen zu geben.

Jeder Lebensact ist schliesslich auf eine Bewegung zurückzuführen, ja selbst jeder chemische und physikalische Vorgang im Organismus, z. B. die Umwandlung der Nährstoffe in die Pflanzensubstanz. Wir wollen indess nicht so weit ausholen und werden alle, auch die todte Substanz beherrschenden Bewegungen der Moleküle, ferner die durch das Experiment leicht zu constatirende Bewegung von Gasen und Flüssigkeiten in der lebenden Pflanze trotz ihrer Wichtigkeit für das Pflanzenleben ausser Spiel lassen und uns nur mit der Bewegung der organisirten Theile der Pflanzen

beschäftigen, also mit Erscheinungen, welche für das Leben bezeichnend sind.

Der lebende Zellenleib, das Protoplasma, lässt sehr häufig eine strömende Bewegung erkennen und die Verschiedenartigkeit in der Geschwindigkeit dieser Bewegung bei Zellen verschiedener Art, welche von einer, unter Mikroskop gesehen, sehr rapiden bis zu einer kaum mehr nachweisbaren schwankt, lässt annehmen, dass in jeder lebenden Pflanzenzelle eine solche strömende Bewegung vorhanden sei. Diese Bewegung steht wie die übrigen Formen der Bewegung von Protoplasmen (Bewegung der Schwärmsporen, Spermatozoïden und die amöbenartigen Bewegungen nackter Pflanzenzellen) wohl zweifellos ausser allem Zusammenhange mit der Circumnutation, ist auch mit derselben nicht in Zusammenhang gebracht worden, wesshalb wir auch diese Form der Bewegung unbesprochen lassen wollen.

Hingegen müssen wir uns mit den Bewegungserscheinungen, welche an den Organen der Pflanze auftreten, eingehend beschäftigen; denn das in Darwin's Werk so ausführlich abgehandelte Bewegungsvermögen bezieht sich auf die Bewegungen der Organe, in erster Linie auf die Lageveränderungen von Wurzeln, Stengeln und Blättern.

Die meisten Wurzeln, Stengel und Blätter bewegen sich nur so lange, als sie wachsen. Die an ihnen sich vollziehenden Bewegungen können allgemein als Wachsthumsbewegungen bezeichnet werden. Von diesen Bewegungen sind aber zwei Arten zu unterscheiden: die durch die Richtung des Organs schon bestimmte Längenzunahme, das Längenwachsthum[1]), und die nach anderen zumeist genau orientirten Richtungen fortschreitenden, die Längenzunahme der Organe begleitenden Bewegungen. Erstere wird als selbstverständlich angenommen und in der Physiologie als Bewegungsphänomen gewöhnlich nicht weiter erörtert. Wir haben

[1]) Die Dickenzunahme der Organe beruht gleichfalls auf Wachsthum. Dieser Wachsthumsvorgang hat aber für unsere Betrachtung kein weiteres Interesse, wesshalb wir denselben ausser Betracht lassen.

ihrer aber in unserer Darstellung des Oefteren zu gedenken und wollen sie im Nachfolgenden als gerades Wachsthum bezeichnen. Letztere wird in der Physiologie mit dem Namen der Nutationsbewegung belegt.

Nach Darwin's Ansicht existirt ein gerades Wachsthum nicht. Er spricht dies allerdings in seinem Werke nicht direct aus; da aber nur fortwährend von Circumnutationen der Pflanzentheile die Rede ist und die meisten, selbst die durch äussere Einflüsse hervorgerufenen Bewegungsformen auf Circumnutation zurückgeführt werden, ja in den allgemeinen Schlussfolgerungen gesagt wird, dass die oberirdischen, ja selbst die unterirdischen im Wachsthum begriffenen Organe der Pflanzen in fortwährenden Oscillationen begriffen sind, ohne dass irgendwo auf eine Ausnahme hingewiesen werden würde, so muss wohl angenommen werden, dass Darwin ein gerades, also ein völlig gleichseitiges Wachsthum der Pflanzenorgane in Abrede stellt.

Ich werde jedoch in dem der Circumnutation gewidmeten Capitel den Nachweis liefern, dass ein solches Wachsthum — wenn von kleinen, selbstverständlichen Störungen abgesehen wird — thatsächlich existirt, ja sogar häufig vorkömmt.

Ich gehe nun daran, eine Uebersicht der Nutationsbewegungen zu geben.

Bringt man gerade aufgeschossene Keimlinge, z. B. von der Kresse, an's Licht und lässt dieses genau von einer Seite her einwirken, so sieht man schon nach kurzer Zeit, dass alle Keimstengel sich genau nach dem Lichte richten: sie wachsen dem Lichte entgegen. Stellt man die Pflänzchen aber horizontal und schliesst man das Licht ab, so richten sie sich im Bogen auf: sie wachsen in der Richtung der Schwerkraft nach aufwärts. Lässt man jedoch auf die horizontal gestellten Keimstengel in einer ganz bestimmten Richtung Licht auffallen, so sieht man, dass sie sich schief aufwärts gegen die Lichtquelle hin bewegen. Im ersten Falle ist es das Licht, im zweiten Falle die Schwerkraft, im dritten Falle die combinirte Wirkung von Licht und Schwerkraft,

welche die Wachsthumsrichtung der Stengel beeinflusst. In allen drei Fällen aber sind äussere Kräfte für die Wachsthumsrichtung massgebend.

Doch giebt es auch Nutations-Erscheinungen, welche von äusseren Kräften etweder unabhängig sind oder doch unabhängig erscheinen. Wie immer auch die Lage eines Dicotylenkeimlings, z. B. einer keimenden Bohne, sein mag, immer nickt das zwischen den Keimblättern hervorwachsende Stengelchen und ist so gekrümmt, dass seine Spitze die Keimblätter vor sich hat. Diese Krümmung beruht auf ungleichem Wachsthum der Stengelseiten: die gegen die Cotylen hingewendete Seite (Vorderseite) wächst nicht so stark als die entgegengesetzte, es muss sich deshalb die Stengelspitze nach vorne wenden.

Man sieht also, dass man zwei Arten von Nutationsbewegungen auseinanderhalten muss, solche, welche von Kräften ausgehen, die ausserhalb der Pflanze gelegen sind, und solche, für die wir eine äussere Ursache nicht angeben können und bei denen es den Anschein hat, dass sie auf inneren, d. i. in der Organisation der Pflanze begründeten Ursachen beruhen.

Die erstere Art von Bewegungen wird als receptive (oder paratonische), die letztere Bewegungsform als spontane Nutation bezeichnet.

Von den äusseren Einflüssen, welche receptive Nutation hervorrufen, sind bis jetzt bekannt: das Licht, die Schwerkraft, einseitiger Einfluss feuchter Luft, endlich Zug- und Druckeinwirkungen.

Unter dem Einflusse der Beleuchtung wachsen die meisten Pflanzentheile in der Einfallsebene des Lichts und zwar entweder der Lichtquelle entgegen oder in entgegengesetzter Richtung. Diese Form der Nutation wird als Heliotropismus bezeichnet.

Wachsende Pflanzentheile, welche aus der verticalen Lage herausgebracht werden, krümmen sich beim Weiterwachsen wieder mehr oder weniger vollständig in die ursprüng-

liche Lage zurück. Wurzeln krümmen sich hiebei vertical nach abwärts, Stengel vertical nach aufwärts. Diese Wachsthumserscheinung wird als Geotropismus bezeichnet.

Unter Hydrotropismus versteht man die Krümmung von wachsenden Pflanzentheilen nach feuchten Gegenständen hin, also nach einer Seite hin, von welcher sie mehr Wasserdampf empfangen.

Wird ein wachsender Pflanzentheil durch irgend welchen mechanischen Angriff gekrümmt, so folgt in der convexen Seite ein Zug, eine Dehnung, in der concaven Seite ein Druck, eine Compression. Sehr häufig kommt an der Zugseite ein vermehrtes, an der Druckseite ein vergleichsweise vermindertes Wachsthum zu Stande. Wir wollen dieses Wachsthumsphänomen in der Folge als Zugwachsthum ansprechen. Es sei jetzt gleich bemerkt, dass gewöhnlich eine am Ende eines Stengels befindliche Last (Knospen, Blätter, heliotropisch vorgeneigte Sprossenden) Zugwachsthum bedingt.

Zu den spontanen Nutationen sind Epinastie, Hyponastie, einfache, revolutive, undulirende, die sogenannte unterbrochene, und endlich Darwin's Circumnutation zu rechnen.

Epinastie. Es giebt Laubsprosse und andere Organe, welche ohne jeden von aussen wirkenden Einfluss an der natürlichen Oberseite stärker wachsen als an der Unterseite. So z. B. Sprosse der Linde, viele Laubblätter, wenn sie das Knospenstadium überschritten haben. Solche Organe krümmen sich in Folge dieses ungleichen Wachsthums nach abwärts.

Hyponastie. Die Sprosse sehr vieler Gewächse zeigen das gerade umgekehrte Verhalten, sie wachsen an der natürlichen Unterseite stärker als an der entgegengesetzten und streben in Folge dessen nach aufwärts. Ein und dasselbe Organ kann in einer Periode seiner Entwicklung hyponastisch, in einer andern epinastisch sein. So erklärt es sich, warum viele Blätter anfänglich die Knospe überwölben und später sich so ausbreiten, dass die Oberseite dem Lichte sich darbietet. Diese Lage der Blätter wird indess, wie wir später

sehen werden, auch noch durch andere äussere Kräfte beeinflusst.

Revolutive Nutation. Es ist dies jene Wachsthumserscheinung, welche die Stengel der Schlingpflanzen zum Winden befähigt. Das wachsende Ende solcher Organe bewegt sich, indem es an Länge zunimmt, im Kreise oder genauer gesagt nach einer Schraube und wird dadurch befähigt, sich um Stützen zu schlingen. Diese Bewegung, auch als rotirende Nutation bezeichnet, beruht darauf, dass eine in Form einer Schraubenlinie ansteigende (ideale) Linie oder Kante des Stengels bevorzugt wächst und in Folge dessen convex wird; die entgegengesetzte Seite bleibt am stärksten im Wachsthum zurück, wird concav, und sie ist es, welche die Stütze, um welche das Organ windet, unmittelbar berührt.

Die undulirende Nutation ist weit verbreiteter als die vorhergehende und findet sich fast an allen Keimstengeln und zahlreichen Laubstengeln vor. Sie giebt sich durch eine *S*-förmige Krümmung des betreffenden Organs zu erkennen und beruht darauf, dass das obere Ende eines wachsenden Sprosses an der einen Seite — nennen wir sie die Hinterseite — stärker wächst als an der entgegengesetzten und eine tiefer liegende Partie das umgekehrte Verhalten zeigt. Zwischen der oberen und der unteren ungleichmässig wachsenden Zone liegt eine indifferente, in welcher das Wachsthum an Vorder- und Hinterseite gleichgross ist. In ihrer einfachsten und auch verbreitetsten Form vollzieht sich diese Nutation gleich der Epinastie und Hyponastie in einer einzigen — in der Regel verticalen — Ebene. Es lässt sich, wie später dargelegt werden soll, ein Uebergang von der undulirenden zur revolutiven Nutation nachweisen.

Zu den spontanen Nutationsformen dürfte auch noch die sogenannte unterbrochene Nutation zu zählen sein, welcher in unserer Darstellung hie und da Erwähnung geschehen wird, wesshalb diese bisher nur wenig berücksichtigte Bewegung hier kurz berührt werden muss. Viele Stengel sind zickzackförmig gebaut, jedes Stengelglied nimmt eine andere Lage gegen die Achse der Pflanze ein. Die

Blätter stehen an der Durchschnittsstelle der sich kreuzenden Richtungen der Stengelglieder, an einem sogenannten einspringenden Winkel (einem Winkel, der grösser als 180° ist). Die Zickzackbildung kommt dadurch zu Stande, dass jedes Internodium an der Stelle, wo es das Blatt trägt, stärker als an der entgegengesetzten wächst.

Jene nach Darwin's Ansicht allen wachsenden Pflanzentheilen zukommende Bewegungsform, welche Darwin als Circumnutation bezeichnet, ist nach seinem eigenen Ausspruche im Wesentlichen mit der revolutiven Nutation identisch, tritt aber nur in so schwacher Ausprägung für gewöhnlich auf, dass man erst durch ein Experiment, in welchem die Bewegung vergrössert erscheint, ihre Gegenwart zu constatiren im Stande ist. —

Ueberschaut man nun diese so mannigfaltigen Formen der Wachsthumsbewegungen, so gelangt man zu folgender Uebersicht, welche auf einen innern Zusammenhang derselben hinzuweisen scheint. Die durch das Wachsthum hervorgerufene Bewegung ist entweder eine geradlinige (gerades Wachsthum) oder vollzieht sich in einer Ebene (Epinastie, Hyponastie), oder endlich im Raume (revolutive Nutation). Die undulirende und unterbrochene Nutation erfolgen entweder in einer Ebene oder aber im Raume.

Darwin's Behauptung, dass alle diese Bewegungsformen auf Circumnutation zurückzuführen sind, hat etwas ungemein Bestechendes. Allein man wird zugeben müssen, dass man auch den umgekehrten Fall setzen kann, d. h. dass man alle diese Bewegungen auch aus der einfachsten Form, dem geraden Wachsthum, ableiten könnte. So annehmbar dies klingt, so gering ist einstweilen der Werth dieser Anschauung, da sie doch nur auf Speculation beruht. Will man eine Grundlage für den Zusammenhang der Formen finden, so muss man den Weg der Beobachtung einschlagen. Es ist dies auch der Weg, den Darwin verfolgte, auf dem er aber zu Resultaten kam, die ich in der von ihm ausgesprochenen Allgemeinheit nicht bestätigen kann.

Es sei jetzt schon erwähnt, dass Darwin auch die paratonischen Wachsthumsbeweguugen auf Circumnutation zurückführt, was wir einstweilen festhalten, aber erst später zu untersuchen haben werden.

Bis jetzt habe ich dem Leser blos solche Bewegungen vorgeführt, welche an wachsenden Pflanzentheilen vorkommen; ich habe nun weiter noch seine Aufmerksamkeit auf jene Bewegungen zu lenken, welche an ausgewachsenen Organen zu beobachten sind. Pfeffer[1]) hat dieselben als Variationsbewegungen zusammengefasst.

Es lassen sich auch hier zweierlei Formen dieser Bewegungen unterscheiden: paratonische und spontane. Erstere werden durch äussere Kräfte hervorgerufen, letztere erfolgen, wenigstens anscheinend, unabhängig hievon.

Die spontanen Variationsbewegungen, repräsentirt durch die merkwürdigen, oft beschriebenen rhythmischen Schwingungen der Blätter von *Hedysarum gyrans*, werden von Darwin nicht in Zusammenhang mit der Circumnutation gebracht, stehen in der That auch unseren Fragepunkten ganz ferne, sollen deshalb hier nicht weiter berücksichtigt werden.

Hingegen erregen die paratonischen Variationsbewegungen aus mehrfachen Gründen unser Interesse in hohem Grade.

Es ist auffällig, dass einige dieser Bewegungen ungemein rasch nach erfolgter Einwirkung der betreffenden äusseren Kräfte eintreten, während andere langsam, ja selbst sehr träge verlaufen.

Die ersteren wollen wir als „Reizbewegungen“ bezeichnen, wobei wir mit dem Worte Reiz einen ganz bestimmten Begriff verbinden, den wir sofort erläutern wollen. Wenn ich ein Mimosablatt berühre, so falten sich die Blättchen, die Fieder nähern sich und der gemeinschaftliche Blattstiel senkt sich. Dies Alles geschieht mit grosser Geschwindigkeit und mit einer Kraft, welche offenbar ausser

[1]) Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875, pag. 1.

Verhältniss steht zu dem Gewichte, welche der Berührung äquivalent ist. Die Berührung wirkte nur als „Reiz“, sie wirkte nur als auslösende, nicht als eine die Bewegung vollziehende Kraft, wie die Bewegung des Fingers, welche den Pfeil von einem gespannten Bogen abschoss, nur auslösend wirkte und ausser allem Verhältniss steht zu der Kraft, mit welcher der Pfeil die Luft durchfliegt. Dies ist die bezeichnendste Eigenthümlichkeit einer Reizbewegung. Es giebt aber noch ein anderes Charakteristicon. Jeder reizbare Theil eines Organs hat die Fähigkeit, den Reiz auf einen benachbarten, meist gleichfalls reizbaren fortzupflanzen. Am schönsten lässt sich diese Reizfortpflanzung am Mimosenblatte verfolgen.

Man sieht, dass die Reizbewegungen gut charakterisirt sind; sie beruhen auf Auslösungen schon vorhandener Spannkräfte und haben selbstverständlich mit Wachsthum nichts zu thun.

Auf welche Weise die langsamer verlaufenden receptiven Variationsbewegungen, zu welchen die bekannte Erscheinung des Schlafs der Blätter (z. B. der Mimosen, Acacien und Robinien), und der sogenannte Tagesschlaf (z. B. der Robinien) gehören, zu Stande kommen, ist noch nicht völlig gewiss.

Man führt sie zurück auf eine veränderte Vertheilung des Zellsafts in den Geweben, auf ein einseitiges Zuströmen desselben, wodurch ein einseitiger Druck in dem Organe entsteht, welcher zu einer Bewegung führt, die durch eine veränderte Lage des Organs zum Ausdrucke kommt. Die Bewegung vollzieht sich in kleinen hiefür besonders adaptirten Theilen, den Gelenken. Die Charaktere der Reizbewegung sind in diesen Erscheinungen nicht realisirt.

Die oben geschilderten Reizbewegungen sind nach Darwin nicht auf Circumnutation zurückzuführen, wohl aber zahlreiche, langsam verlaufende receptive Variationsbewegungen, namentlich der Schlaf der Blätter (von Darwin als nyctitropische Bewegung) und der Tagsschlaf der Blätter (von ihm in die Kategorie des Paraheliotropismus gestellt). —

Den schon früher charakterisirten Nutationsbewegungen werden noch die Bewegungen der Ranken zugezählt, da sich ihre auf Berührung erfolgenden Krümmungen noch im Stadium des Längenwachsthums vollziehen. Es ist aber noch eine ungelöste Frage, ob die Erscheinung als Reizerscheinung oder als eine einfache Wachsthumserscheinung aufzufassen sei. Da indess die Rankenkrümmungen von Darwin nicht auf Circumnutation zurückgeführt werden, so können wir dieselben im Nachfolgenden übergehen.

Dieses Exposé über die Bewegungsformen der Pflanzenorgane dürfte für unsern Zweck genügen.

Ich habe der speciellen Darstellung noch folgende Bemerkung voranzustellen.

In der vorliegenden Schrift sollen nicht alle Bewegungsformen, die Darwin von der Circumnutation ableitet, discutirt werden, sondern blos jene, für welche mit grösserer Wahrscheinlichkeit eine Beziehung zur Circumnutation angenommen werden kann. Es sind dies die Nutationsbewegungen. Da nämlich Darwin selbst keinen anderen als einen quantitativen Unterschied zwischen revolutiver und Circumnutation angiebt, so ist von vornherein mit grösster Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass, wenn eine Circumnutation in jenem weitern Sinne, wie Darwin will, existirt, dieselbe eine Wachsthumsbewegung sei.

Wenn ich im Nachfolgenden blos die über Nutationsbewegungen von Darwin ausgesprochenen Ansichten kritisire, so möchte es bei flüchtiger Betrachtung den Anschein gewinnen, als könnte hiermit die Streitfrage noch nicht als erledigt betrachtet werden, da ja möglicherweise alle in Betreff der Variationsbewegungen von Darwin ausgesprochenen Behauptungen aufrecht erhalten bleiben. Allein ich werde in diesem Buche zeigen, dass jene Urbewegung nicht existirt, und damit ist ja auch bezüglich der Variationsbewegungen der Auffassung, sie seien Modificationen der Circumnutation, der Boden genommen.

Ich werde nach einer allgemeinen Darstellung über die Mechanik der Nutationsbewegungen mit der am besten studirten receptiven Nutationserscheinung, dem Heliotropismus, beginnen, und mit derjenigen, gegen welche die meisten meiner kritischen Bedenken sich zu wenden haben werden, der Circumnutation, schliessen.

Zweites Capitel.

Mechanik der Nutationsbewegungen.

Nach der herrschenden Meinung kommen sämmtliche Nutationsbewegungen durch ungleiches Längenwachsthum zu Stande. Es ist nichts naheliegender und einleuchtender. Das Organ wächst an einer Seite stärker als an der entgegengesetzten, z. B. ein einseitig beleuchtetes an der Schattenseite stärker als an der Lichtseite; dies muss, da die Seiten miteinander in organischem Verbande sich befinden, zu einer Krümmung des Organs führen, welches an der stärker wachsenden Seite convex, an der schwächer wachsenden concav geworden ist. In dem gegebenen Beispiele wird die Lichtseite concav, die Schattenseite convex; das Organ muss sich also dem Lichte zukehren.

Sachs hat bekanntlich auf die wichtige Thatsache hingewiesen, dass der Druck, den die Zellflüssigkeit auf die Wand ausübt, beim Wachsthum der Zelle im hohen Grade betheiligt ist. Dieser durch osmotische Kräfte hervorgerufene Druck wird als Turgor bezeichnet. Pflanzentheile, deren Zellen dem Turgor unterliegen, sind turgescent. Alle im starken Wachsthum befindlichen Organe sind in hohem Grade turgescent, was sich äusserlich schon in ihrer Straffheit zu erkennen giebt.

Durch De Vries[1]) wurde auf experimentellem Wege gezeigt, dass die Ausdehnung, welche wachsende Pflanzentheile

[1]) Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig 1877.

durch den Turgor erfahren, durch künstliche Aufhebung des letzteren wieder rückgängig zu machen ist.

Da auf diese Versuche hin Darwin den Ausspruch gethan, dass die Nutationskrümmungen nicht auf Wachsthum, sondern blos auf Turgorausdehnung beruhen, so halte ich es für nothwendig, die Versuche von De Vries in Kürze anzuführen und zu untersuchen, ob sie thatsächlich zu diesem Schlusse berechtigen.

Wenn man einen in starkem Wachsthum befindlichen Pflanzentheil in eine Kochsalzlösung taucht, so verkürzt er sich. Es wird nämlich durch die Salzlösung den Zellen Wasser entzogen und hierdurch der Druck, den die Zellflüssigkeit auf die Zellwand ausübt, verringert. Die einzelnen im Wachsthum befindlichen Zellen und der ganze wachsende Pflanzentheil ziehen sich zusammen. Diese Contraction wachsender Pflanzentheile durch Salzlösungen nennt De Vries Plasmolyse.

Markirte man vor dem Eintauchen in die Salzlösung den betreffenden Pflanzentheil, z. B. einen Keimstengel, in gleichen Abständen, so findet man, dass die Zusammenziehung keine gleichmässige gewesen ist. Lässt man einen in gleichen Abständen markirten Pflanzentheil vorerst durch einige Zeit wachsen, um zu sehen, in welchen Zonen des Organs noch Wachsthum stattfindet und in welchem Grade, und ruft man dann erst Plasmolyse hervor, so zeigt sich, dass nur in den in Wachsthum befindlichen Zonen eine Zusammenziehung sich einstellte, und zwar in desto höherem Grade, je stärker das Wachsthum war.

Aus diesem Experimente hat De Vries den Schluss gezogen, dass das, was man als Wachsthum ansieht, zum grossen Theile auf einer durch Turgor hervorgerufenen passiven, elastischen Ausdehnung der Zellen beruht, welche Ausdehnung nicht sofort durch Intussusception, also durch Einlagerung neuer Zellhautmoleküle zwischen die vorhandenen vollkommen fixirt wird, was vielmehr erst später eintritt.

De Vries findet, in Uebereinstimmung mit diesen seinen hier kurz angeführten Beobachtungen, dass anfänglich heliotropische, geotropische und andere Nutationskrümmungen durch Plasmolyse rückgängig gemacht werden können und hierauf sich stützend meint Darwin[1]: nicht das Wachsthum rufe die (circumnutirenden) Bewegungen der Pflanzentheile hervor, sondern die einseitige Turgorverstärkung leiste dies; das Wachsthum sei ja erst das secundäre, der Turgorausdehnung folgende, diese sei das primäre und man habe mithin in ihr die Ursache der Bewegung zu suchen.

Ich muss aber auf einige Thatsachen aufmerksam machen und einige Bemerkungen einschalten, welche es als berechtigt erscheinen lassen, das Wachsthum und nicht die blosse Turgordehnung als die Ursache der Nutationsbewegungen zu betrachten.

Es ist bekannt, dass das Wachsthum jedes Pflanzentheils an ganz bestimmte Bedingungen geknüpft ist, welche sich für jede Pflanze, ja für die besonderen Organe derselben verschieden, für die einzelne aber als constant erweisen. So wächst der Stengel der Wicke innerhalb ganz bestimmter Temperatursgrenzen und alle Formen der Nutation, welche dieses Organ annehmen kann, vollziehen sich, wie ich mich überzeugte, nur innerhalb dieser Grenzen. Hingegen ist einfache Wasseraufnahme seitens der Zellen dieses Organs und die Plasmolyse nicht an diese Temperaturgrenzen geknüpft.

Dies lenkt unmittelbar auf den Gedanken, dass der Wachsthumsvorgang nicht aus hintereinander liegenden Acten, von welchen der erste von den übrigen unabhängigen die Turgorausdehnung ist, sondern aus gleichzeitig sich vollziehenden Processen bestehe. Ich meine: die Intussusception und was überhaupt zum Wachsthum führt, folgt nicht erst der Turgorausdehnung, sondern begleitet sie constant, aber anfänglich in untergeordnetem Masse. Es geht auch nach meinem

[1]) a. a. O. S. 2 (Original p. 3).

Dafürhalten aus den De Vries'schen Untersuchungen gar nicht hervor, dass das Wachsthum blos mit Turgordehnung beginne und später erst Intussusception folge; es scheint dies nur der Fall zu sein, ist aber keineswegs bewiesen und De Vries hat dies auch nirgends mit Bestimmtheit ausgesprochen. Denn wenn ich durch Plasmolyse eine im Wachsthum begriffene Zone eines Pflanzentheils zur Verkürzung zwinge, so weiss ich eben nur, dass durch Aufhebung des Turgors ein Rückgang in der Dehnung der Wände eingetreten ist, dass also nicht eine die passive Dehnung sofort vollständig fixirende Substanzeinlagerung in der Wand stattgefunden hat, nicht aber, ob nicht schon während der Dehnung Intussusception eingetreten sei.

Ich werde nun eine Reihe von Thatsachen anführen, welche zeigen, dass selbst im Beginne des Wachsthums ausser der Turgorausdehnung noch andere Factoren im Spiele sind und dass überhaupt das Wachsthum von Anfang bis zu Ende aus qualitativ gleichen Processen bestehen müsse.

Ich theile zuerst einen Versuch mit, welcher gleich den Unterschied, welcher zwischen einfacher Turgorausdehnung und einer im Gefolge des Wachsthums stehenden Turgorausdehnung besteht, in's rechte Licht setzen wird. Sachs[1]) hat folgende interessante Thatsache constatirt. Wenn man eine Keimwurzel von *Vicia Faba* etwas welk werden lässt und sie sodann über einer Wasserfläche so befestigt, dass blos eine Seite mit dem Wasser in Berührung kommt, so krümmt sich nach kurzer Zeit, häufig nach weniger als einer Minute die Wurzel stark aufwärts. Dies ist offenbar eine einfache Turgorerscheinung und so ist sie auch von Sachs gedeutet worden. Die Zellen der Unterseite haben rasch Wasser aufgenommen und dehnten sich stärker aus, während die Zellen der Oberseite ihren früheren Zustand beibehielten. Dass diese Aufwärtskrümmung mit Wachsthum absolut nichts

---

[1]) Arbeiten des botan. Instituts zu Würzburg, 3. Heft. S. 397. Siehe auch Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, S. 43.

zu thun hat, geht aus folgenden von mir angestellten Beobachtungen hervor. Die Keimwurzeln von *Vicia Faba* wachsen unter 5° C. absolut gar nicht mehr. Wenn ich aber die welkende Wurzel mit einem Wasser von 1—2° C. in Berührung bringe, so erfolgt doch die Krümmung. Selbst auf einen Eisblock gelegt krümmt sich die Wurzel empor, freilich ist hiezu drei- bis viermal so viel Zeit erforderlich, als wenn ein Wasser von mittlerer Temperatur zum Versuche diente.

Tauche ich die welke Wurzel in Eiswasser ein, so nimmt sie ein gewisses Quantum von Wasser auf, verlängert sich in kurzer Zeit auf ein Maximum und ändert sich im Uebrigen gar nicht. Aber erst wenn ich das Wasser auf die Wachsthumstemperatur bringe, nimmt sie neuerdings Wasser auf und nunmehr wächst sie, vorausgesetzt, dass alle Wachsthumsbedingungen vorhanden sind.

Schon aus dieser Wahrnehmung folgt, dass jene Turgorausdehnung, welche das Wachsthum zur Folge hat, nicht einfach einer Wasseraufnahme gleichkommt, sondern dass hier noch andere Factoren im Spiele sind, die dahin führen, dass diese Wasseraufnahme und die damit in Verbindung stehende Turgorausdehnung der Zelle Wachsthum bedinge.

Ich führe hier eine Reihe von Beobachtungen an, welche diese Anschauung noch tiefer begründen werden.

Ich nahm zehn sorgfältig ausgewählte Keimlinge von *Phaseolus multiflorus* von gleicher Grösse und gleichem Aussehen und markirte an jedem epicotylen Stengelgliede in der Strecke des stärksten Wachsthums eine Zone von genau 15 Millimetern. Fünf der Keimlinge brachte ich in eine zehnpercentige Salpeterlösung und wartete die maximale Verkürzung der markirten Zone ab. Dieselbe erfolgte nach etwa zweistündigem Verweilen in der Lösung und betrug im Mittel 1·9 Millimeter. Die andern fünf Individuen liess ich unter den günstigsten Vegetationsbedingungen weiterwachsen. Der mittlere Zuwachs in der markirten Zone betrug 6·2 Millimeter in einem Zeitraume von $4^1/_2$ Stunden. Nach dieser Zeit wurden diese fünf Stengel in zehnpercentiger

Lösung plasmolysirt[1]). Wäre die während des Wachsthums stattgefundene Längezunahme blos auf Turgordehnung zurückzuführen, so müsste die mittlere Verkürzung der markirten Zone offenbar 6·2 + 1·9 Millimeter = 8·1 Millimeter betragen haben. Die Verkürzung betrug aber blos 6·2 Millimeter. Es erfolgte also schon innerhalb dieser $4^1/_2$ Stunden ein reeller, d. h. durch Plasmolyse nicht mehr rückgängig zu machender Längenzuwachs. Ich habe noch mehrere andere ähnliche Versuchsreihen mit dem gleichen Resultate gemacht und folgere, dass selbst im Anfange des Wachsthums ausser der Turgordehnung noch andere Vorgänge in dem betreffenden Organe eintreten, welche einen Theil der passiven Dehnung der Wand sofort realisiren, nämlich durch Intussusception fixiren.

Ich führe zur Unterstützung meiner Aussage folgende weitere Beobachtung an. Ein *Phaseolus*-Keimling wurde in einer mit Kalilauge abgesperrten Atmosphäre gezogen. Seine Wurzel befand sich in einem mit Nährstofflösung angefüllten Glascylinder. Der Keimling war mit einem Glascylinder überdeckt, dessen unteres Ende in concentrirte Kalilauge tauchte. Der Keimling consumirte Sauerstoff und im Verhältnisse zum Verbrauche stieg die Lauge empor. In dem Moment, in welchem die Kalilauge ihren höchsten Stand erreichte, hörte der Keimling zu wachsen auf. Ist die letzte Spur von Sauerstoff consumirt, so hört das Wachsthum auf. Zum Wachsthum ist also, so muss man schliessen, Sauerstoff nothwendig. Aber man könnte diesen Versuch auch dahin interpretiren, dass der Sauerstoff zur Turgorausdehnung nothwendig war. Wenn man aber ein plasmolytisch gemachtes epicotyles Stengelglied von *Phaseolus* in ein durch Auskochen völlig sauerstofffrei gemachtes Wasser, selbstverständlich

---

[1]) Ich bemerke, dass ich in beiden Fällen bei Durchführung der Plasmolyse nach De Vries' Vorschlag vorging: ich schnitt die epicotylen Stengelglieder ab, halbirte sie und brachte sie nunmehr in die Lösung. Man kommt auf diese Weise am raschesten und sichersten zum Ziele.

nach erfolgter Abkühlung, bringt und durch Absperren des Gefässes mittelst Quecksilber den Zutritt von atmosphärischem Sauerstoff hintanhält, so dehnt sich der Stengel doch wieder auf seine ursprüngliche Länge aus. Es erfolgt also Turgorausdehnung ohne Sauerstoffzutritt, nicht aber Wachsthum.

Es sei ferner das folgende Experiment zur Begründung meiner Auffassung angeführt.

Die Keimtheile von *Phaseolus multiflorus* sind bei einer Lufttemperatur von weniger als 6° C. nicht mehr zum Wachsen zu bringen. Plasmolysirte epicotyle Stengelglieder dieser Pflanze dehnen sich aber auch in einem Wasser von 1 bis 3° C. aus. Dieser Versuch scheint wohl sehr überzeugend dafür zu sprechen, dass Wachsthum und Turgorausdehnung auch selbst in früheren Wachsthumsstadien nicht einfach als identisch zu betrachten sind. Aber folgender Einwand könnte gegen diesen Versuch erhoben werden. Sachs hat bekanntlich gezeigt, dass manche Pflanzen in Folge niederer Bodentemperatur verwelken; die oberirdischen Theile geben Wasser ab, aber die unterirdischen vermögen nicht genügend Wasser aufzunehmen. So könnte man also sagen: das epicotyle Stengelglied kann unter 6° C. seinen Turgor nicht erhöhen, weil die Wurzeln aus dem Boden kein Wasser aufzunehmen befähigt sind. Allein, wenn sich dieses so verhielte, so müsste ein *Phaseolus*-Keimling unter 6° verwelken. Er hielt sich aber frisch, ohne zu wachsen. So fand ich es bei einer zwischen 2—3° C. gelegenen Temperatur.

Die hier mitgetheilten Versuche über Wachsthum und Turgorausdehnung wurden von mir mehrmal und stets mit dem gleichen Erfolge, auch bei Benützung anderer Versuchspflanzen wiederholt. Ich will hier nicht alle meine Versuchsergebnisse mittheilen, sondern begnüge mich zur Erhärtung meiner Aussage mit der Wiedergabe der Experimente, die ich mit dem Löwenzahn (*Taraxacum officinale*) anstellte.

Gut bewurzelte und reichlich mit Blättern und mit Blüthenköpfen versehene Exemplare der Pflanzen wurden bei einer Temperatur von 4—5° C. unter sonst günstigen Wachs-

thumsbedingungen sich selbst überlassen. Ich fand, dass unter diesen Verhältnissen die mit noch ungeöffneten Blüthenköpfen versehenen und noch stark wachsthumsfähigen Schäfte an Länge innerhalb 24 Stunden nicht zunahmen, aber vollkommen turgescent blieben. Die Blütheschäfte wurde nun beiderseits abgeschnitten und in eine zehnprocentige Salzlösung gebracht, in welcher sie sich um etwa zehn Procent zusammenzogen. Jeder einzelne der sechs zum Versuche genommenen Schäfte wurde vor und nach vollzogener Plasmolyse genau gemessen. Drei plasmolysirte Schäfte wurden in ein Wasser von 15°, die drei andern in ein Wasser von 1·5—2·5° C. gebracht. Nach $3^1/_4$ Stunden hatten sich alle sechs Schäfte wieder auf die ursprüngliche Länge ausgedehnt.

Blüthenschäfte anderer Exemplare machte ich plasmolytisch und brachte sie in ein sauerstofffrei gemachtes Wasser. Sie dehnten sich aber hier ebenso auf die frühere Länge aus, wie andere, welche in sauerstoffhaltiges Wasser eingetaucht wurden.

Aus allen diesen Versuchen schliesse ich, dass die Turgorausdehnung blos ein Attribut des Längenwachsthums ist, nicht aber, wie von Darwin angenommen wird, in den ersten Wachsthumsstadien das allein für das Wachsthum massgebende Moment bildet. Vielmehr muss angenommen werden, dass das Wachsthum vom Beginne an eine Combination mehrerer gleichzeitig wirkender Processe bilde, von denen allerdings der Turgor anfänglich vorherrscht.

Da sohin die Turgordehnung während des Wachsthums nur eines der untrennbar verbundenen Wachsthumsmomente darstellt und da sich alle Nutationsbewegungen nur so lange vollziehen, als die betreffenden Pflanzentheile (in die Länge) wachsen und nur dann eintreten und auch nur solange anhalten, als die sämmtlichen Bedingungen des Längenwachsthums erfüllt sind, so folgt, dass diese Bewegungen als durch un-

Mit Rücksicht auf das grosse Interesse, welches Darwin's Werk auch ausserhalb des Kreises der Physiologen erregte, war ich bestrebt, dieser Schrift eine Form zu geben, welche es auch dem Nichtphysiologen ermöglicht, sich zu einer objectiven Auffassung jener Vorgänge, welche zur Discussion gelangen, zu erheben. Freilich musste zu diesem Behufe mancher dem Fachmanne geläufige Ausdruck präcisirt und Manches mit grösserer Breite, als den Physiologen lieb sein dürfte, vorgetragen werden. Ich kann desshalb nur an die Fachgenossen die Bitte richten, die betreffenden Stellen oder Blätter des Buches zu übergehen.

Die Lösung der im vorliegenden Buche aufgeworfenen Fragen erforderte zahlreiche Experimente, von welchen ich aber, um nicht zu ermüden, nur das zur Begründung der allgemeinen Sätze und zum Verständniss Nöthigste im Einzelnen mittheilen werde. Hingegen wird der Darlegung der Untersuchungsmethode grösserer Spielraum gegönnt werden, um den Leser in den Stand zu setzen, den innern Werth der vorgeführten Experimente genau beurtheilen zu können.

Bei der Durchführung der oft höchst mühevollen und grosse Sorgfalt erfordernden Versuche wurde ich, Monate hindurch, auf das Werkthätigste von Herrn Dr. Hanns Molisch, Eleven des pflanzenphysiologischen Instituts zu Wien, unterstützt. Auch mein langjähriger Mitarbeiter, Herr Dr. Karl Mikosch, Assistent am genannten Institute, hat an den im letzten Capitel mitgetheilten Versuchen über gerades und circumnutirendes Wachsthum der Pflanzenorgane thätigen Antheil genommen. Beiden Herren danke ich auf das Herzlichste für ihre förderliche Mitwirkung.

Wien, im Juli 1881.

J. Wiesner.

Drittes Capitel.

Heliotropismus[1]).

I. Vorläufige Orientirung über den Begriff Heliotropismus.

Seit Langem kennt man das Streben oberirdischer Pflanzentheile nach dem Lichte. Jedermann weiss, dass die wachsenden Triebe von an Fenstern cultivirten Topfpflanzen nach aussen, also dem Lichte zu sich wenden. Aber nicht alle oberirdischen Pflanzentheile bieten diese Erscheinung des „Lichthungers" dar. Hingegen lassen andere, selbst unterirdische, ausnahmsweise dem Lichte ausgesetzte Pflanzentheile anderweitige, durch den Lichteinfall bestimmte Orientirungen ihrer Wachsthumsrichtungen erkennen. In der Physiologie vereinigt man alle durch das Licht bestimmten Richtungs-

---

[1]) Ich habe diese Bewegungsform der Pflanzen zum Gegenstande mehrjähriger eingehender Studien gemacht, deren Ergebnisse ich unter dem Titel: „Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Eine physiologische Monographie" in den Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien (Bd. 39 und 43, 1878—80) veröffentlichte. Eine vorläufige Mittheilung über die Hauptresultate der Untersuchung erschien in den Sitzungsberichten der kaiserlichen Akademie Bd. 80. Darwin lernte meine Monographie erst kennen, als sein Werk bereits gedruckt war. Hingegen war ihm die vorläufige Mittheilung bekannt geworden und wurde in seinem Buche über das Bewegungsvermögen mehrfach benützt.

In der obigen Darstellung gebe ich zunächst zur Orientirung eine kurze Uebersicht über die wichtigsten heliotropischen Erscheinungen,

Seite

Fünftes Capitel.

Sechstes Capitel.

Siebentes Capitel.

Achtes Capitel.

Neuntes Capitel.

Zehntes Capitel.

Hingegen ist der negative Heliotropismus erst später entdeckt worden. Der scharfsinnige Landsmann Darwin's, Knight, dem die Pflanzenphysiologie die Kenntniss einiger Thatsachen von fundamentaler Bedeutung verdankt, entdeckte (1812) an den Ranken des Weinstockes und dem sogenannten wilden Wein (Jungfernrebe, *Ampelopsis hederacea*) diese Erscheinung. Diese wichtige Auffindung wurde aber so wenig beachtet, dass zehn Jahre später Dutrochet den Heliotropismus und zwar an dem Würzelchen — richtiger dem hypocotylen Stengelgliede der Mistel (*Viscum album*) — und an den Luftwurzeln der Aroïdee *Pothos digitata* gewissermassen zum zweiten Male entdeckte.

II. Verbreitung des positiven Heliotropismus.

Ungemein verbreitet ist der positive Heliotropismus, indem fast alle wachsenden Pflanzentheile dem Lichte entgegenstreben. Aber auch die Blätter sind positiv heliotropisch. Nur selten findet man an Wurzeln die Neigung, dem Lichte entgegenzuwachsen; z. B. an der Wurzel von *Allium sativum*. Da aber diese Wurzeln unter normalen Verhältnissen im Boden wachsen, also bei Ausschluss von Licht, so ist diese Eigenschaft für das Leben der Pflanzen ganz bedeutungslos.

Der positive Heliotropismus der Stengel ist leicht in Anschauung zu bringen. Namentlich wenn die Stengel einige Zeit unter den günstigsten Wachsthumsbedingungen sich befanden (im Finstern, in der Wärme und im feuchten Raume) und hierauf einseitig beleuchtet werden, so streben sie deutlich nach dem Lichte. Die wenig empfindlichen neigen sich nur wenig dem Lichte zu, die sehr empfindlichen stellen sich nach einiger Zeit in die Richtung des einfallenden Lichtes.

Nur verhältnissmässig wenige Pflanzenstengel sind gar nicht positiv heliotropisch. Bei flüchtiger Betrachtung möchte man dies freilich nicht zugeben und die Zahl der nichtheliotropischen, der aneliotropen, viel höher schätzen. Vor

zengruppen enthüllten, Processe, welche bis dahin vielfach unbekannt und noch fast gänzlich unerkannt geblieben waren; so behandelt die zuletztgenannte Schrift Vorgänge, welche geradezu an jeder Pflanze zu Tage treten und für jede eine unerlässliche Lebensbedingung bilden sollen.

Früher hielt man die Pflanze im Vergleiche zum Thiere für bewegungslos und glaubte so ein sicheres Unterscheidungsmerkmal zwischen Beiden gefunden zu haben. Diese Auffassung ist lange aufgegeben worden, seitdem man die Bewegungen der Schwärmsporen, Spermatozoïden und zahlreiche spontane und auf äussere Reize erfolgende Bewegungen von Pflanzenorganen kennen lernte. Immerhin scheint uns der pflanzliche Organismus im Vergleiche zum Thiere fast bewegungslos.

Nach Darwin's Auffassung wetteifert aber die Pflanze im gewissen Sinne mit dem Thiere an Bewegungsfähigkeit. Denn während bei dem letztern nur die unwillkürlichen Muskeln, z. B. das Herz, in einer nie stille stehenden Bewegung begriffen sind, sollen die jüngsten wachsenden Pflanzentheile — und auch selbst viele schon ausgewachsene Organe — in continuirlich kreisender Bewegung sich befinden Nicht nur die jungen Stengel und Blätter, sich entwickelnde Blüthentheile, ja alle oberirdischen wachsenden Pflanzenorgane, auch die jungen Wurzelenden sollen fortwährend, so lange sie wachsen — also häufig selbst zur Winterszeit — ihre kreisenden, der directen Wahrnehmung sich entziehenden Bewegungen vollführen. Ein kühner Gedanke, fürwahr! Man denke nur an einen kräftigen Baum mit seiner hunderttausendblättrigen Krone, mit seinem Heer von Wurzelenden. Welche riesige Summe lebendiger Kraft tritt uns hier an einem Organismus entgegen, den wir anzusehen gewohnt sind als einen Sammler von Spannkräften, die vorzugsweise erst im Thiere und, wie wir meinten, nur in ganz geringem Masse in der Pflanze selbst in lebendige Kraft umgesetzt werden.

Aber diese grosse Summe lebendiger Kraft soll für die Pflanze nicht verloren gehen, denn diese kreisenden Bewegungen

zur Beobachtung und die meisten von der Natur direct uns dargebotenen Fälle sind lange unbeachtet geblieben. Ich will einige bezeichnende Fälle anführen.

Im tiefen Waldesschatten stehende Exemplare von Glockenblumen-Arten mit aufrechtem Stamme (z. B. *Campanula Trachelium* und *persicifolia*) wenden ihre Blätter nach allen Richtungen der Windrose ganz gleichmässig, was um so mehr in die Augen fällt, als solche Blätter eine nahezu constante Lage gegen den Horizont einnehmen; sie stehen alle fast genau horizontal. Wächst der Stamm einer solchen *Campanula*-Art aber am Waldrande, wo er von einer Seite her Licht empfängt, so richten sich alle Blätter einer solchen Pflanze gegen das Licht. Die natürliche, bekanntlich eine gleichmässige Vertheilung der Organe rund um den Stamm bedingte Blattstellung wird aufgehoben; nicht selten kommt es vor, dass die Blätter blos vorne am Stengel stehen, dort eine einzige Zeile bildend, und die Stengelglieder eine starke Drehung erfahren mussten, ehe sie diese Anordnung der Blätter zulassen konnten.

Ein anderes schönes und leicht aufzufindendes Beispiel bilden die Tannenkeimlinge, welche zur Sommerszeit in Tannenwäldern zu Tausenden am Boden zu sehen sind. Ein im tiefsten Waldesschatten aufgewachsener Keimling dieses Baumes sieht regelmässig sternförmig aus; die dunkelgrünen Keimblätter liegen alle in gleicher Fläche, sind gleichgross und weisen in regelmässiger Vertheilung nach allen Weltgegenden hin. Wenn diese Keimlinge aber am Waldrande aufwachsen, so drehen sich die Blätter nach dem Lichte hin und alle bis auf die in der Richtung des Lichteinfalls gelegenen wenden sich zum Lichte und ändern dabei ihre Form. Die nach dem Lichte gewendeten Blätter sind sichelförmig gestaltet; jedes Blatt sieht so wie eine parallel zum Boden mit der flachen Seite gehaltene Sichel aus. Die breite Seite der Blätter wendet sich nach dem von oben kommenden Lichte. —

Aber nicht nur Vegetationsorgane, sondern auch Blüthen und Blüthenstände kehren sich in Folge positiven

Ich musste schon auf Grund früher angestellter Beobachtungen manche in seinem Buche enthaltene Schlussfolfolgerung als nicht zutreffend erkennen. Dennoch blieb Vieles für mich noch räthselhaft und erst durch besonders angestellte Versuche konnte ich mir ein endgültiges Urtheil über die Probleme bilden, die Darwin in seinem Buche aufgeworfen und in seiner Art gelöst hat.

Ich muss schon jetzt bemerken, dass ich den Grundauffassungen des Autors über das Bewegungsvermögen der Pflanze und den meisten seiner Erklärungen über das Zustandekommen der Bewegungen nicht zustimmen kann. Nichtsdestoweniger wohnt dem Werke Darwin's, das uns hier beschäftigen wird, ein grosser bleibender Werth inne wegen der zahlreichen und höchst interessanten Thatsachen, die hier zum erstenmal beschrieben werden, wegen der meisterhaften biologischen Deutung, welche der Autor in Betreff zahlreicher Einrichtungen des pflanzlichen Organismus aussprach und endlich wegen des allerdings missglückten, aber in der geistvollsten Weise vorbereiteten und durchgeführten Versuchs, die überwiegende Mehrzahl der Bewegungen der Pflanze auf eine Einheit zurückzuführen.

Wenn ich es in den nachfolgenden Blättern unternehme, dem grossen Gelehrten zu opponiren, so gehorche ich darin nur meiner Pflicht als Forscher, welche gebietet, im Dienste der Wahrheit auch der grössten Autorität entgegenzutreten, freilich aber auch verbindet, als Waffen im Kampf nur wissenschaftlich berechtigte Argumente zu gebrauchen. Die Verehrung, welche ich — ich darf es mit Berufung auf alle meine Schriften aussprechen — Darwin stets bewiesen, wird durch dieses Buch nicht geschmälert, und ich hoffe, dass der Ton, in welchem die nachfolfolgenden Zeilen gehalten sind, hievon beredtes Zeugniss abgeben werde. Ich wünsche auch lebhaft, dass diese meine Verehrung nicht als blosses Zeichen persönlicher Sympathie für den edlen Charakter, sondern als schuldiger Tribut, welchen ich dem grossen Verdienste Darwin's zolle, betrachtet werde.

wenden sich, so lange sie geöffnet sind, ziemlich genau mit der Sonne und stehen Nachmittags, geschlossen, gegen Westen. Nach Sonnenuntergang erheben sie sich geotropisch und stehen die Nacht über aufrecht; aber schon das östliche Dämmerlicht genügt, um sie heliotropisch zu stellen. An sehr sonnigen Tagen folgen sie nur bis in die Vormittagsstunden der Sonne. Das intensive Sonnenlicht sistirt ihre Bewegung.

Was hier nur ausnahmsweise vorkommt, bildet bei den Blüthen anderer Pflanzen, z. B. bei der auf Feldern so gemeinen *Crepis arvensis*, die Regel. Die offenen Köpfchen derselben stehen Morgens nach Osten gewendet, gehen aber nur bis Südost, schliessen sich in dieser Stellung und richten sich Abends geotropisch auf. Ich werde später zeigen, dass thatsächlich das intensive Sonnenlicht die heliotropische Bewegung der Blüthenstengel zum Stillstande bringt.

Manche Blüthen und Inflorescenzen neigen sich gar nicht dem Lichte zu. Gewöhnlich stehen dieselben auf so kurzem Stiele, dass gar keine Bewegung zulässig ist. Man denke an die Blüthen der Königskerze (*Verbascum phlomoïdes*, etc.) oder der Kardendistel (*Dipsacus*), welche in der Inflorescenz eine fixe Lage einnehmen. Aber auch die Blüthenstände dieser Pflanzen bleiben aufrecht, da die Träger derselben, wie wir schon gesehen haben, gar nicht heliotropisch, wohl aber im hohen Grade geotropisch sind, was eben die constant aufrechte Lage hervorbringt und zur Ursache für die merkwürdige Eigenschaft der blüthetragenden Stämme dieser Pflanzen wird, sich nach erfolgter Schief- oder Querstellung wieder rasch aufzurichten. —

Auch unter den Pilzen sind in der neueren Zeit viele aufgefunden worden, welche positiv heliotropisch sind. Für unsere später folgenden Betrachtungen sind die e i n z e l l i g e n Sporangienträger von *Pilobolus*-Arten und andere Pilze mit deutlichem, positiv heliotropischem Charakter von besonders grossem Interesse.

directen Angriff oder Reiz von aussen kreisende Bewegungen ausführen und so befähigt werden, ihre Stützen zu umgreifen. Diese Bewegung dauert so lange, als die windenden Organe wachsen, ist denselben angeboren und nicht zu verwechseln mit der Erscheinung des Rankens (z. B. der Rebe), welche darauf beruht, dass durch Berührung das betreffende Organ — die Ranke — sich um die Stütze herumwindet, indem die berührte Stelle langsamer wächst oder geringer sich streckt als die entgegengesetzte und in Folge dessen concav wird.

Die kreisende Bewegung windender Organe ist vor Darwin als revolutive oder rotirende Nutation von Sachs genau beschrieben worden und beruht nach dessen allgemein acceptirter Ansicht darauf, dass an den Organen, z. B. den Stengeln, in der Richtung einer Schraubenlinie verstärktes Wachsthum auftritt und die Organe an diesen Stellen convex macht. Die im Wachsthum relativ zurückbleibende Gegenseite wird concav und das Organ muss sich in Form einer Schraube winden, es schlingt.

Darwin nennt nun die revolutive Nutation Circumnutation und stellt mit grosser Bestimmtheit die Ansicht auf, dass auch nicht windende Pflanzentheile, selbst unterirdische Organe, ja, wie schon bemerkt, alle wachsenden Organe — und auch noch viele ausgewachsene — circumnutiren.

Vom Standpunkte der Darwin'schen Theorie (Descendenzlehre) muss uns das allgemeine Vorhandensein der Circumnutation sehr plausibel erscheinen; denn so erklärte sich in der einfachsten Weise die Entstehung der Schlingpflanzen. Offenbar haben sich diese aus anderen nicht schlingenden Gewächsen hervorgebildet. Kömmt aber jedem der letztern die Fähigkeit zur Circumnutation, wenn auch im geringern Grade zu, so bilden die erstern für uns weiter keine Räthsel.

Allein ich kann die allgemeine Verbreitung der Circumnutation nicht zugeben, und halte dafür, dass viele hieher gezählte Erscheinungen nichts weiter sind, als der Ausdruck einer gewissen Ungleichmässigkeit im

wachsende Stengel desgleichen (z. B. die von *Hedera helix*, *Tropaeolum majus* etc.). Sehr viele im starken Lichte befindliche Stengel (z. B. von *Cichorium Intybus*, *Galium verum* und *Mollugo*, *Urtica dioica*, Triebe von *Cornus mas*, *Quercus Cerris*, *Acer campestris* etc.) lassen bei sehr aufmerksamer Beobachtung, aber gewöhnlich nur schwachen negativen Heliotropismus erkennen.

IV. In welchen Theilen heliotropischer Organe vollzieht sich die heliotropische Krümmung?

Es ist gewöhnlich nur eine bestimmte, immer aber wachsthumsfähige Strecke eines Organs heliotropisch krümmungsfähig. Aber nicht jede wachsthumsfähige Zone eines Organs ist auch heliotropisch; es geht dies ja schon aus der Thatsache hervor, dass es Organe giebt, welche gar nicht heliotropisch sind.

Nehme ich einen positiv heliotropisch krümmungsfähigen Stengel her, so kann ich mich leicht davon überzeugen, dass sein jüngster Theil, die Spitze, dem Lichte gegenüber noch nicht reagirt. Erst in einem tiefer liegenden, schon stärker in die Länge wachsenden Theile ist positiver Heliotropismus möglich. Ich muss hier meinen Auseinandersetzungen etwas vorgreifen und beifügen, dass diese heliotropisch krümmungsfähige Partie auch geotropisch und zwar negativ geotropisch ist, also bei geneigter Lage sich aufrichtet. Prüfe ich einen Stengel von der Spitze nach abwärts bezüglich seines Verhaltens gegen das Licht, so finde ich, dass die Spitze anheliotrop ist, dass weiter unten die heliotropische Krümmungsfähigkeit beginnt, bis zu einer bestimmten Grenze zunimmt, dann continuirlich abnimmt und in der ältesten, entweder gar nicht mehr wachsenden oder nur mehr sehr wenig wachsthumsfähigen Region erlischt. Im grossen Ganzen läuft also die heliotropische Krümmungsfähigkeit dem Wachsthumsvermögen parallel. Doch fällt die Zone der grössten Wachsthumsfähigkeit mit der grössten heliotropischen Empfindlichkeit nicht vollkommen zusammen. Ich komme später

begründet sind, theils durch äussere Kräfte, die bei einseitigem Angriff ein ungleichseitiges Wachsthum hervorrufen, bedingt werden; andere Fälle von Circumnutation sind, wie schon angedeutet, einfache Wachsthumsstörungen.

Letzteres ist ohne weitere Erklärung verständlich; um aber auch bezüglich der erstgenannten Form der Circumnutation meine Anschauung deutlich zu machen, führe ich folgendes Beispiel an. Der über den Keimblättern der Veitsbohne (Faba) stehende Keimstengel — der Epicotyl — ist *S*-förmig gekrümmt; sein oberer Theil wächst an der von den Cotylen abgewendeten, sein unterer Theil an der entgegengesetzten Seite stärker. Betrachten wir der Einfachheit halber nur den untern Theil. An diesem wächst die den Cotylen zugekehrte Seite stärker, als die entgegengesetzte. Dies bedingt eine Bewegung nach den Cotylen hin. Trifft das Licht von der Seite auf den Epicotyl, so lenkt es denselben in eine auf die erstgenannte Richtung senkrechte ab. Der Keimstengel macht dann, namentlich wenn er auch noch schief steht, jene zickzackförmigen Bewegungen, wie sie von Darwin häufig beobachtet und gleichfalls als Circumnutation ausgegeben wurden. Hier ist aber die Bewegung eine combinirte und die dabei thätigen Componenten lassen sich leicht und sicher nachweisen.

Darwin's auf die Verbreitung der Circumnutation Bezug nehmenden Auffindungen reduciren sich auf die Thatsache, dass bei manchen Pflanzenorganen, welche nicht winden, eine Anlage zu dieser kreisenden Bewegung nachweislich ist, welche in kleinen, dem freien Auge gewöhnlich unmerkbaren Wendungen der Spitze derselben zum Ausdrucke kömmt.

Die gemachten Andeutungen über die Natur der Circumnutation lassen auch schon erkennen, dass die Zurückführung der Bewegungsformen wachsender Organe auf Circumnutation nicht statthaft ist.

Es geht übrigens auch schon aus der angeführten, später zu begründenden Thatsache, dass die Circumnutation keine allgemeine Eigenschaft wachsender Pflanzentheile bildet, her-

Graden seiner Intensität, und je nach der Richtung, in welcher es einfällt? Das Verhältniss zwischen der Brechbarkeit des Lichtes (Lichtfarbe) und den heliotropischen Effecten scheint schon ein minderes physiologisches Interesse darzubieten, da in der Natur immer nur gemischtes Licht auf die Pflanze einwirkt. Für ein tieferes Verständniss der heliotropischen Erscheinungen und behufs experimenteller Lösung mancher feineren Frage ist indess auch die Kenntniss dieser Beziehung unerlässlich.

Einfluss der Lichtintensität auf den Heliotropismus. Um die zwischen Lichtintensität und heliotropischem Effect bestehende Relation zu erfassen, muss man mit einer künstlichen Lichtquelle von constanter Leuchtkraft arbeiten, denn das Tageslicht ist bezüglich seiner Intensität fortwährenden Schwankungen unterworfen; auch erfordern manche Versuche längere Zeit, als der Tagesdauer entspricht. Ich habe meine entscheidenden Versuche mit einer Gasflamme von constanter Leuchtkraft durchgeführt. Die Gasflamme hatte eine Leuchtkraft von 6·5 englischen Normalkerzen. Setze ich die Intensität des von dieser Flamme in einer Entfernung von 1 Meter gespendeten Lichtes gleich 1, so krümmen sich die meisten Keimstengel noch bei einer Lichtintensität von 0·008 stark nach dem Lichte.

Sucht man nun mit Zuhilfenahme der Normalflamme die grösste Lichtstärke, bei welcher eben noch positiver Heliotropismus stattfindet, auf, und stellt man von hier an gegen die Lichtquelle zu Keimlinge der gleichen Art auf, so findet man, dass ein in einer bestimmten Entfernung befindlicher Keimling sich zuerst krümmt und nun nach beiden Seiten hin, also gegen die Flamme und von ihr weg, ganz successive immer später und schwächer die Krümmung eintritt. Man sieht also ganz deutlich, dass mit abnehmender Intensität des Lichts dessen heliotropische Kraft erst steigt, ein Maximum erreicht, von hier allmälig abnimmt und endlich den Werth Null erreicht.

folge sind gewisse Organe, z. B. Stengel und Wurzeln (gemein-) heliotropisch, andere, wie die Blätter, transversalheliotropisch. Im ersteren Falle stellen sich die Pflanzentheile in die Richtung, im letzteren Falle senkrecht auf die Richtung des einfallenden Lichtes. Diese Ansicht ist mit vollstem Rechte zurückgewiesen worden. Der gemeine Heliotropismus ist mechanisch ganz verständlich: ein einseitig beleuchteter Pflanzentheil wächst an der Licht- und Schattenseite ungleichmässig und krümmt sich in Folge dessen zum Lichte hin oder von diesem weg; das Ziel der Bewegung kann kein anderes sein als die Parallelstellung mit dem Lichte; ist diese erreicht, so kann von einem ungleichmässigen Wachsthum durch Lichteinfluss keine Rede mehr sein. Hingegen ist es derzeit mechanisch gar nicht vorstellbar, wie durch auf das Wachsthum wirkende Lichteinflüsse Transversalheliotropismus zu Stande kommen könnte.

Darwin steht im Grunde genommen auf dem Frank'schen Standpunkte und hält dafür, dass die Blätter in Folge der Lichtwirkung sich senkrecht zum einfallenden Lichte zu stellen trachten. Eine mechanische Erklärung für dieses Verhalten zu geben, hat er nicht versucht. Durch die als erwiesen hingestellte Angabe, dass der Diaheliotropismus nur eine Form der Circumnutation sei, wird die Sache nicht klarer. Es wird sich herausstellen, dass man auf Grund von feststehenden Thatsachen und ohne jede hypothetische Beihülfe die Eigenschaft der Blätter, sich quer zum Lichte zu stellen, erklären kann, und dass ein Diaheliotropismus gar nicht existirt. —

Ueber die durch die Schwerkraft hervorgerufenen Bewegungserscheinungen der Pflanzentheile habe ich ein Gleiches zu sagen. In Uebereinstimmung mit den heute in der Pflanzenphysiologie herrschenden Anschauungen nimmt Darwin positiven und negativen Geotropismus an. Der erstere, von ihm kurzweg als Geotropismus bezeichnet, zwingt gewisse wachsende Organe, vor allem die Wurzeln in die vertical nach abwärts gekehrte Lage. Der letztere, von Darwin Apogeotropismus genannt, an wachsenden Stengeln

men muss und nach erreichtem Optimum (*b*) wieder allmälig sinken muss bis zur Erreichung des unteren Minimum.

Dass das Licht während der (positiv) heliotropischen Action eine Hemmung des Längenwachsthums hervorruft, lehrt schon der Vergleich eines im Finstern mit einem im Lichte gezogenen Keimlinge. Die Stengel des erstern sind im Vergleiche zum letztern stark verlängert. Ein einseitig beleuchteter, heliotropisch sich krümmender Stengel zeigt also gewissermassen ein doppeltes Verhalten: die nach der Lichtquelle gewendete Hälfte verhält sich so wie ein im Lichte, die entgegengesetzte wie ein im Finstern wachsender Stengel; letztere ist im Vergleiche zur ersteren verlängert und da beide im Verbande sind, muss eine Krümmung der Stengel zum Lichte hin stattfinden.

Beleuchtet man eine Flucht gleicher Keimlinge mit einem Lichte von constanter Leuchtkraft und lässt man diese Pflänzchen um ihre Axe gleichmässig rotiren, um durch allseitige Beleuchtung der Stengel deren positiven Heliotropismus aufzuheben, so sieht man, dass die Pflänzchen desto länger werden, je weiter sie von der Lichtquelle entfernt sind. Doch geht dies nur bis zu einer bestimmten Grenze, von welcher an alle Stengel gleich lang bleiben, indem eine gewisse Lichtintensität existirt, auf welche die Pflanze nicht mehr reagirt. Das Längenwachsthum der Organe fällt dann gleich aus, ob die Pflanze der genannten schwachen Lichtwirkung ausgesetzt ist oder in vollkommener Dunkelheit sich befindet.

Das Licht verlangsamt also entschieden das Längenwachsthum der Stengel und es lässt sich experimentell zeigen, dass Lichtintensitäten existiren, welche das Längenwachsthum vollständig aufzuheben vermag. Aus dem Dunkeln genommene, quer gegen die Sonnenstrahlen gerichtete Keimlinge der Wicke wachsen gar nicht mehr weiter, selbst wenn alle anderen Wachsthumsbedingungen vollständig erfüllt sind. So erklärt sich auch das Stillestehen der Blüthenköpfe von *Tragopogon* an heissen Sommer-Mittagen und die schon Vormittags unterbrochene Bewegung der Blüthen von *Son-*

ist allerdings dieser Auffassung günstig. Ich werde aber zeigen, dass die heliotropischen Krümmungen sich auf im Dunkeln befindliche Theile nicht fortpflanzen, selbst nicht auf Theile, welche heliotropisch empfindlich sind.

Was hier bezüglich der heliotropischen Bewegungen einstweilen behauptet, später aber begründet werden soll, gilt auch für fast [1]) alle anderen, auf einseitigem Wachsthume beruhenden Bewegungen. Während Darwin annimmt, dass bei den auf Circumnutation zurückzuführenden Bewegungen der äussere Einfluss (Licht, Schwere etc.) als Reiz wirke und seine Wirkung sich fortpflanze, werde ich zeigen, dass diese Einflüsse nur an Ort und Stelle eine Wirkung auszuüben vermögen, und vor Allem nachweisen, dass Heliotropismus nur an solchen Pflanzentheilen in Erscheinung treten kann, welche direct beleuchtet werden und heliotropisch reagiren, während Darwin der Ansicht ist, dass diese Bewegungen auch an direct nicht reactionsfähigen Organtheilen hervorgerufen werden können.

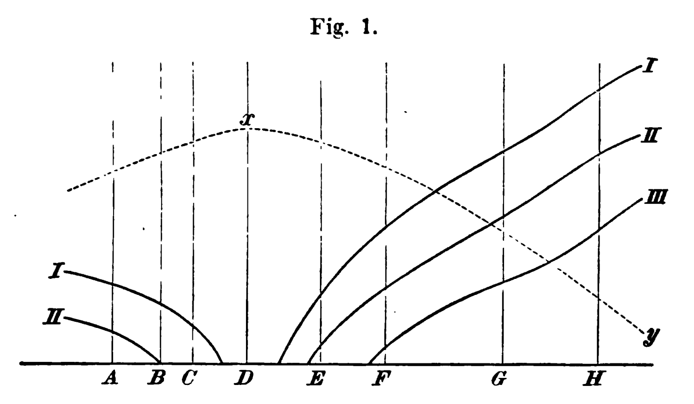
Während Darwin die Schwere auf die Wurzelspitze, die gar nicht geotropisch krümmungsfähig ist, wirken lässt und zu beweisen trachtet, dass von der Spitze aus ein Reiz ausgehe, welcher in der stark wachsenden Region der Wurzel die Abwärtskrümmung hervorrufe, werde ich zeigen, dass die Abwärtskrümmung durch die Schwerkraft dort eingeleitet wird, wo sie später in Erscheinung tritt, und dass überhaupt der Wurzelspitze nicht jene merkwürdigen, uns ganz geheimnissvoll gegen-

---

[1]) Den negativen Geotropismus scheint Darwin nicht als Reizphänomen aufzufassen; zum Mindesten schreibt er dem betreffenden Organe nicht die Eignung zu, die geotropische Einwirkung auf benachbarte Theile übertragen zu können. Doch werde ich mit aller Sicherheit zeigen können, dass man die bezüglich des positiven Geotropismus herangezogenen Argumente auch auf den negativen anwenden könnte. Die Schlussfolgerung wäre freilich auch eine unrichtige.

L i c h t f a r b e u n d H e l i o t r o p i s m u s. Nach meinen Untersuchungen hemmen alle Strahlen des Sonnenspectrums, auch die dunkeln Wärmestrahlen, und die unsichtbaren, ausser Violett gelegenen Strahlen das Längenwachsthum positiv heliotropischer Organe; aber in verschiedenem Masse. Am geringsten ist die Wirkung der gelben Strahlen; von hier steigt die Wirkung continuirlich sowohl nach Ultraviolett als nach Ultraroth. Nach Ultraviolett hin erhebt sich die wachsthumshemmende Kraft viel rascher als nach Ultraroth. (S. Fig. 1.)

Fig. 1.



A, B, C . . . Fraunhofer'sche Linien. ____ Curven, darstellend die heliotropische Kraft der Lichtfarben: I, I für Wicken-, II, II für Kresskeimlinge, III für etiolirte Weidentriebe, auf welche nur mehr die stark brechbaren Strahlen heliotropisch krümmend wirken. . . . . Curve, darstellend die Hemmung des Längenwachsthums von *Helianthus*-Keimlingen in verschieden brechbarem Lichte. Die Ordinaten geben die Längenzuwachse in der betreffenden Lichtfarbe an; es ist also bei x die geringste, bei y die grösste Hemmung.

Nach diesem Verhalten zu schliessen, sollte man vermuthen, dass alle Strahlen des Spectrums positiven Heliotropismus hervorrufen und dass die heliotropische Kraft des Lichtes von Gelb nach Ultraviolett und Ultraroth ansteigt. Es ist dies auch alles richtig bis auf eins, dass nämlich im gelben Lichte gar kein Heliotropismus zu erzielen ist. Dieser scheinbare Widerspruch löst sich aber in folgender einfachen Weise. Das gelbe Licht hat, wie wir sehen, nur eine geringe wachsthumshemmende Kraft; es kann deshalb nur bei hoher Intensität wachsthumshemmend wirken. Unter

diesen Verhältnissen durchstrahlt es aber die Organe so stark, dass die Beleuchtungsunterschiede an Licht- und Schattenseite des Organs zu gering ausfallen, als dass das Organ darauf reagiren könnte. Die Pflanzenorgane sind mithin in Folge der Durchlässigkeit der Gewebe für Gelb diesem Lichte gegenüber nicht heliotropisch. Wäre ihr Stengel dicker, als es thatsächlich der Fall ist, so müsste auch dieses Licht positiven Heliotropismus hervorrufen. —

Das Verhalten der heliotropischen Pflanzentheile in verschieden brechbarem Lichte bietet ein hohes Interesse sowohl in theoretischer als methodischer Hinsicht dar und kann unter Anderem benützt werden, um den Grad der heliotropischen Empfindlichkeit eines Organs zu prüfen. —

Ich muss hier ferner meine Versuche über die Wirkung intermittirender Beleuchtung auf positiv heliotropische Organe [1]) in Kürze vorführen, da sich Darwin auf dieselben mehrfach bezieht und aus ihnen Schlüsse zieht, welche für seine Anschauungsweise des Heliotropismus von hoher Wichtigkeit sind.

Wenn man einen Pflanzentheil einseitig beleuchtet, so setzt sich die Wirkung des Lichtes nach einiger Zeit auch im Finstern fort. Ein bestimmter Lichteinfluss inducirt in dem beleuchteten Theile einen durch eine ansteigende und abfallende Curve anschaulich zu machenden Effect, welcher bis zu einer bestimmten Zeit weder durch weitere Lichtwirkung, noch durch andere auf das Wachsthum wirkende Einflüsse (z. B. Schwerkraft) aufzuheben oder überhaupt zu modificiren ist. Ist der Heliotropismus inducirt, so setzt er sich nicht nur im Finstern fort; ich kann den betreffenden

---

[1]) Diese Versuche führte ich in Gemeinschaft mit Herrn Dr. Adolf Stöhr und bezüglich einzelliger Pilze mit Herrn Dr. Heinrich Wichmann aus. Ich bemerke, dass mittlerweile von den Herren Dr. Mikosch und Dr. Stöhr gezeigt wurde, dass auch das Chlorophyll bei intermittirender Beleuchtung in der gleichen Zeit wie bei constanter Beleuchtung entsteht, wenn die Zeiten für Licht und Dunkel in bestimmten Verhältnissen auf einander folgen. (S. Sitzungsberichte der kais. Akad. der Wiss., Bd. 82, Juli 1880.)

Pflanzentheil auch umkehren oder horizontal legen: die sich einstellende heliotropische Krümmung vollzieht sich ohne jede Beeinflussung von Geotropismus, wenn nur die Bedingungen des Wachsthums erhalten bleiben. Ich habe diese merkwürdige Erscheinung als photomechanische Induction bezeichnet. Um nicht abzuschweifen, kann ich dieses interessante Phänomen nur berühren und bitte jene Leser, welche sich näher hierfür interessiren, in der genannten Monographie darüber nachzulesen.

Nun geht schon aus der zuerst namhaft gemachten Thatsache hervor, dass während des Heliotropismus der Pflanze Licht im Ueberschusse geboten wird. Dies führte zu den Experimenten über die Wirkung der intermittirenden Beleuchtung auf die positiv heliotropischen Krümmungen, welche zunächst den Zweck hatten, den dem heliotropischen Organe gebotenen Lichtüberschuss direct zu demonstriren und seiner Grösse nach zu ermitteln. Beleuchtet man die Keimstengel von Kresse oder Saatwicke in der Weise, dass dieselben eine Secunde Licht empfangen und in der nächsten im Finstern stehen, so tritt ebenso rasch und ebenso stark ausgeprägter Heliotropismus ein, als wenn man die ganze Zeit hindurch continuirlich beleuchtet hätte. Die Experimente lehrten aber auch die kleinste Lichtzeit zur Hervorrufung der photomechanischen Induction kennen. Dieselbe beträgt bei den Keimlingen der beiden genannten Pflanzen ein Drittel der unter constanter Beleuchtung sich ergebenden Inductionszeit. Man kann also einen Wickenkeimling nach je einer Secunde Beleuchtung durch zwei Secunden im Dunkeln halten und er gewinnt in derselben Zeit die Fähigkeit, auch im Finstern sich so rasch und so stark heliotropisch zu krümmen, als wenn dieselbe Lichtquelle continuirlich auf ihn eingewirkt hätte.

VI. Zusammenwirken von positivem und negativem Heliotropismus.

Gleich dem positiven vollzieht sich auch der negative Heliotropismus nur an wachsenden Pflanzentheilen. Es

thumsbedingungen sich selbst überlassen. Ich fand, dass unter diesen Verhältnissen die mit noch ungeöffneten Blüthenköpfen versehenen und noch stark wachsthumsfähigen Schäfte an Länge innerhalb 24 Stunden nicht zunahmen, aber vollkommen turgescent blieben. Die Blütheschäfte wurde nun beiderseits abgeschnitten und in eine zehnprocentige Salzlösung gebracht, in welcher sie sich um etwa zehn Procent zusammenzogen. Jeder einzelne der sechs zum Versuche genommenen Schäfte wurde vor und nach vollzogener Plasmolyse genau gemessen. Drei plasmolysirte Schäfte wurden in ein Wasser von 15°, die drei andern in ein Wasser von 1·5—2·5° C. gebracht. Nach $3^1/_4$ Stunden hatten sich alle sechs Schäfte wieder auf die ursprüngliche Länge ausgedehnt.

Blüthenschäfte anderer Exemplare machte ich plasmolytisch und brachte sie in ein sauerstofffrei gemachtes Wasser. Sie dehnten sich aber hier ebenso auf die frühere Länge aus, wie andere, welche in sauerstoffhaltiges Wasser eingetaucht wurden.

Aus allen diesen Versuchen schliesse ich, dass die Turgorausdehnung blos ein Attribut des Längenwachsthums ist, nicht aber, wie von Darwin angenommen wird, in den ersten Wachsthumsstadien das allein für das Wachsthum massgebende Moment bildet. Vielmehr muss angenommen werden, dass das Wachsthum vom Beginne an eine Combination mehrerer gleichzeitig wirkender Processe bilde, von denen allerdings der Turgor anfänglich vorherrscht.

Da sohin die Turgordehnung während des Wachsthums nur eines der untrennbar verbundenen Wachsthumsmomente darstellt und da sich alle Nutationsbewegungen nur so lange vollziehen, als die betreffenden Pflanzentheile (in die Länge) wachsen und nur dann eintreten und auch nur solange anhalten, als die sämmtlichen Bedingungen des Längenwachsthums erfüllt sind, so folgt, dass diese Bewegungen als durch un-

in sehr schwachem Lichte im hohen Grade positiv heliotropisch sind und erst im intensiven Tageslichte den zuerst bezeichneten Charakter annehmen. Ein gleiches Verhalten bieten die Epheusprossen dar und, wie ich fand, zahlreiche Stengel, namentlich kurz vor Beendigung des Längenwachsthums. Die Eignung zu negativem Heliotropismus nehmen diese Organe erst im intensiveren Lichte an. Es ist deshalb eigentlich nicht einzusehen, warum solche Organe im Finstern verlangsamt wachsen sollen. Bedenkt man ferner, dass derartige Organe in schwachem Lichte als positiv heliotropisch sich erweisen, so muss man bei ihnen geradezu ein verstärktes Wachsthum im Finstern erwarten.

Nach meinen Untersuchungen ist der negative Heliotropismus sehr weit verbreitet und ich halte die Annahme, dass alle Stengel die Eignung zur Lichtscheue haben, selbst wenn sich dies auch direct nicht thatsächlich feststellen liesse, keineswegs für eine Absurdität.

Meine Auffassung bezüglich der Eignung eines und desselben Organs zur positiven und negativen heliotropischen Bewegung ist die folgende. Ich nehme an, dass in solchen Organen positiv und negativ heliotropische Elemente vorhanden sind, von denen die ersteren im Finstern, die letzteren im Lichte begünstigt wachsen. Da die Stengel, so lange sie noch sehr parenchymreich sind, nämlich das Gefässbündel noch wenig ausgebildet ist, relativ stark positiv heliotropisch sind und gewöhnlich erst später mit der stärkeren Entwicklung des Gefässbündels die Eignung zu negativem Heliotropismus annehmen, so halte ich die Parenchymzellen für die positiv heliotropischen Elemente und erblicke in — mir noch nicht näher bekannten — Zellen des Gefässbündels die negativ heliotropischen Elemente. In Uebereinstimmung mit dieser Auffassung steht das eigenthümliche, gleich zu schildernde Verhalten des Längenwachsthums der Stengel in verschieden intensivem Lichte, das ohne Annahme positiv und negativ heliotropischer Elemente nicht wohl zu begreifen wäre. Wenn man Keimlinge intensivem Sonnenlichte aussetzt, so wachsen sie bei günstigem Lichteinfalle gar nicht. Es wird also, wie ich

indess schon oben mittheilte, durch hohe Intensität des Lichtes das Wachsthum der Stengel völlig sistirt. Nun existirt, wie ich ebenfalls schon früher angab, eine sehr geringe Lichtintensität, welcher gegenüber die Pflanze nicht mehr reagirt; die Stengel wachsen, dieser Lichtstärke ausgesetzt, so stark, als ständen sie in absoluter Finsterniss. Wenn man nun nicht allzu junge Stengel bezüglich ihres Längenwachsthums innerhalb dieser Grenzen der Lichtintensität prüft, so findet man zunächst, dass bei fallender Lichtstärke die Stengel etwas an Länge zu- und nach Erreichung eines ersten (kleinen) Maximums wieder an Länge abnehmen (Minimum); nunmehr steigert sich bei weiter abnehmender Lichtstärke das Längenwachsthum der Stengel continuirlich bis zur Erreichung eines zweiten (grossen) Maximums, das bei jener oben genannten geringen Intensität, welche für die Stengel schon gleichbedeutend mit Dunkelheit ist, eintritt. Die in hoher Lichtintensität eintretende Förderung des Längenwachsthums und die Abnahme bis zum Minimum ist den negativ heliotropischen Elementen zuzuschreiben, welche im starken Lichte begünstigt wachsen, doch aber bei einer bestimmten Lichtstärke am meisten im Längenwachsthum gefördert erscheinen. Die Förderung des Längenwachsthums in schwächerem Lichte vom Minimum bis zum grossen Maximum ist auf Rechnung der positiv heliotropischen Elemente zu setzen, welche, wie schon oben mitgetheilt, mit abnehmender Lichtstärke, bis zu einer bestimmten Grenze, ein sich steigerndes Wachsthum zu erkennen geben.

Wenn nun in einem Organe positiv und negativ heliotropische Elemente vorkommen, so wird es auf das Quantitätsverhältniss der beiderlei lichtempfindlichen Elemente und auf die Lichtintensitäten, auf welche die einen und die anderen reagiren, ankommen, ob das Organ positiv oder negativ heliotropisch oder aneliotrop erscheint. Ueberwiegen, was in jugendlichen Organen Regel ist, die positiv heliotropischen Elemente, so wird das Organ im schwachen Lichte positiv, in starkem aneliotrop sich benehmen. Dies scheint auch die

Regel zu sein. In älteren, aber noch in die Länge wachsenden Organen treten die negativ heliotropischen relativ reichlich auf, und es ist hier bei starker Beleuchtung die Möglichkeit zu negativ heliotropischer Krümmung gegeben. Nähern sich die beiden Lichtintensitäten, auf welche positiv und negativ heliotropische Elemente reagiren, so wird der factische heliotropische Effect sich auch vermindern, ja auf Null reduciren können.

VII. Mechanik des Heliotropismus.

Was zunächst das Zustandekommen des positiven Heliotropismus anlangt, so haben meine Versuche gezeigt, dass bei vielzelligen Organen, z. B. Stengeln, der Turgor in den Zellen der Schattenhälfte grösser ist als in denen der Lichthälfte. Schon diese Turgordifferenz müsste, gleiche Dehnungszustände in sämmtlichen Zellmembranen des ganzen Organs vorausgesetzt, zur heliotropischen Krümmung führen. Es wurde von mir aber auch der Nachweis geführt, dass die Gewebe der Schattenhälfte ductiler als die der Lichthälfte sind. Auch dieser Umstand befördert bei vielzelligen Organen den positiven Heliotropismus. Für einzellige, positiv heliotropische Organe, z. B. für Sporangienträger von *Pilobolus crystallinus*, ist aber die grössere Ductilität der Schattenseite des Organs (vom Lichte abgewendeter Theil der Zellmembran) geradezu eine Bedingung, ohne welche eine Neigung zum Lichte gar nicht zu Stande kommen kann, weil ja innerhalb einer Zelle doch nur ein bestimmter Druck existiren kann, mithin von einer bei vielzelligen Organen zum Heliotropismus führenden Turgordifferenz hier keine Rede sein kann.

Man sieht also, dass im Wesentlichen der positive Heliotropismus vielzelliger und einzelliger Organe in gleicher Weise vor sich geht und dass die von einem hervorragenden Physiologen gemachte Unterscheidung zweier Arten des positiven Heliotropismus — des der vielzelligen Organe, bei welchen ausschliesslich der Turgor im Spiel ist, und des der einzelligen Organe, bei welchen zudem ein ungleiches Verhalten

Hingegen ist der negative Heliotropismus erst später entdeckt worden. Der scharfsinnige Landsmann Darwin's, Knight, dem die Pflanzenphysiologie die Kenntniss einiger Thatsachen von fundamentaler Bedeutung verdankt, entdeckte (1812) an den Ranken des Weinstockes und dem sogenannten wilden Wein (Jungfernrebe, *Ampelopsis hederacea*) diese Erscheinung. Diese wichtige Auffindung wurde aber so wenig beachtet, dass zehn Jahre später Dutrochet den Heliotropismus und zwar an dem Würzelchen — richtiger dem hypocotylen Stengelgliede der Mistel (*Viscum album*) — und an den Luftwurzeln der Aroïdee *Pothos digitata* gewissermassen zum zweiten Male entdeckte.

II. Verbreitung des positiven Heliotropismus.

Ungemein verbreitet ist der positive Heliotropismus, indem fast alle wachsenden Pflanzentheile dem Lichte entgegenstreben. Aber auch die Blätter sind positiv heliotropisch. Nur selten findet man an Wurzeln die Neigung, dem Lichte entgegenzuwachsen; z. B. an der Wurzel von *Allium sativum*. Da aber diese Wurzeln unter normalen Verhältnissen im Boden wachsen, also bei Ausschluss von Licht, so ist diese Eigenschaft für das Leben der Pflanzen ganz bedeutungslos.

Der positive Heliotropismus der Stengel ist leicht in Anschauung zu bringen. Namentlich wenn die Stengel einige Zeit unter den günstigsten Wachsthumsbedingungen sich befanden (im Finstern, in der Wärme und im feuchten Raume) und hierauf einseitig beleuchtet werden, so streben sie deutlich nach dem Lichte. Die wenig empfindlichen neigen sich nur wenig dem Lichte zu, die sehr empfindlichen stellen sich nach einiger Zeit in die Richtung des einfallenden Lichtes.

Nur verhältnissmässig wenige Pflanzenstengel sind gar nicht positiv heliotropisch. Bei flüchtiger Betrachtung möchte man dies freilich nicht zugeben und die Zahl der nichtheliotropischen, der aneliotropen, viel höher schätzen. Vor

Kräfte, namentlich der Schwerkraft, zu Stande kommen. Dieses Zusammenwirken mehrerer äusserer Kräfte werde ich erst in späteren Capiteln erörtern können. Dort erst werde ich auf den von Darwin als blosse Lichtwirkung aufgefassten Diaheliotropismus, welcher auf das Zusammenwirken von Licht und anderen äusseren, aber auch gewissen in der Pflanze thätigen Ursachen zurückzuführen ist, zu sprechen kommen.

VIII. Kritik der auf Heliotropismus bezugnehmenden Beobachtungen und Ansichten Darwin's.

Zusammenfassung der Resultate des Autors. Wenn ich das, was Darwin's Werk Originelles über positiven und negativen Heliotropismus bringt, kurz znsammenfasse, so gelange ich zu folgenden Sätzen:

1. Sowohl positiver als negativer Heliotropismus sind nichts anderes als modificirte Formen einer fast allen lebenden Pflanzentheilen zukommenden Urbewegung, der Circumnutation.
2. Die heliotropische Kraft des Lichtes wächst mit dessen Intensität.
3. Das Licht wirkt auf die heliotropischen Pflanzentheile, „ungefähr in derselben Art und Weise wie auf das Nervensystem der Thiere", also wie ein Reiz ein; denn die Stärke der Krümmung wächst und fällt nicht im Verhältnisse zur Lichtmenge.
4. Das Licht wirkt auf die heliotropischen Theile wie ein Reiz, da die Pflanzen in Bezug auf die Stärke der Beleuchtung für jeden Contrast besonders empfindlich sind.
5. Die Wirkung des Lichtes pflanzt sich einem Reize gleich auch auf unbeleuchtete Theile fort, und vermag selbst in Organtheilen, welche direct nicht heliotropisch sind, heliotropische Bewegungen hervorzurufen.

Da ich die Circumnutation erst im letzten Capitel bespreche und ihr Wesen auf Grund besonderer Beobachtungen, die in die früheren Abschnitte nicht leicht eingeflochten

werden können, erörtern. werde, so entfällt die Discussion des ersten hier angeführten Satzes an dieser Stelle.

Von der grössten Tragweite erscheinen jene der oben angegebenen Zusammenfassungen, denen zu Folge eine Analogie zwischen an reizbaren Organen der Thiere auftretenden Erscheinungen und den heliotropischen Phänomenen bestehen soll. Darwin will so auf indirectem Wege zeigen, dass der Heliotropismus eine Reizerscheinung ist und sagt ausdrücklich, dass das Licht keinen directen mechanischen Einfluss auf den sich heliotropisch krümmenden Pflanzentheil ausübe[1].

Ich gehe auf eine principielle Prüfung der Frage hier nicht ein, sondern begnüge mich, die oben mitgetheilten Abstractionen zu prüfen.

Unter diesen scheint mir die letzte (5) die bedenklichste zu sein, weshalb ich dieselben an erster Stelle discutiren will.

Kann sich die heliotropische Wirkung des Lichtes auch auf unbeleuchtete Pflanzentheile fortpflanzen?

Die von Darwin aufgestellte Behauptung, dass der Lichtreiz nicht nur auf heliotropische, sondern sogar auf Organtheile sich übertragen könne, welche gar nicht heliotropisch krümmungsfähig sind, setzt eine ganz und gar neue physiologische Thatsache von grosser Bedeutung voraus, wesswegen die Prüfung der Erscheinungen, auf welche sich Darwin's Anschauung stützt, besondere Vorsicht erheischt.

Darwin experimentirte sowohl mit Cotylen verschiedener Gramineen als mit Stengeln. Da alle Blattgebilde im Vergleiche zu den Stengeln sich durch Complication ihrer Bewegungen auszeichnen, was ich später noch genauer nachweisen werde, so halte ich es für zweckmässig, die mit Stengeln ausgeführten Versuche ganz besonders in's Auge zu fassen. Es wird auch jeder mit den Erscheinungen des Heliotropismus Vertraute mir gerne zugeben, dass man mit Stengeln leichter experimentiren kann. Uebrigens hat Darwin

---

[1]) S. 393 (Orig. p. 461).

auf die mit Stengeln erzielten Resultate genau dasselbe Gewicht gelegt, wie auf die mit Cotyledonen erzielten. Ich komme indess auch noch auf die mit Blattorganen angestellten Versuche Darwin's zu reden.

Es wurden zunächst Experimente mit Kohl (*Brassica oleracea*) angestellt, und das Verhalten des Hypocotyls dieser Pflanze im Lichte beobachtet. In dem Versuche kamen Keimlinge zur Verwendung, die etwa eine Höhe von einem (englischen) Zoll erreicht hatten und die, bei verticaler Aufstellung, von seitlichem Lichte getroffen, sich ihrer ganzen Länge nach im Bogen gegen die Lichtquelle hin krümmten. Darwin sucht nun den Beweis zu liefern, dass der untere Theil der Krümmung gleich dem oberen durch Heliotropismus hervorgerufen werde, letzterer aber den Reiz auf den ersteren übertrage.

Die ersten Versuche bestanden darin, dass die Keimlinge in verschiedenen Höhen abgeschnitten wurden. Der unter normalen Verhältnissen gegen das Licht gekrümmte Theil blieb an den decapitirten Pflänzchen im Lichte aufrecht.

Darwin legt auf diesen Versuch allerdings keinen besondern Werth. Ich würde diese Art der Versuchsanstellung nicht weiter kritisiren, aber es ergaben sich bei Stengeln, welche ihrer Spitze beraubt wurden, Wachsthumsverhältnisse, ferner heliotropische und geotropische Erscheinungen, welche für die Frage der Wachsthumsbewegungen von hoher Wichtigkeit sind und die ich um so mehr discutiren muss, als sich analoge Beziehungen auch für decapitirte Wurzeln constatiren lassen; mit ihrer Spitze beraubten Wurzeln hat aber Darwin, wie wir später sehen werden, sehr viele Versuche angestellt und aus ihnen sehr weitgehende Schlüsse gezogen.

Ich habe schon vor einigen Jahren [1]) die merkwürdige Beobachtung gemacht, dass wenn man an Keimlingen der Schminkbohne (*Phaseolus multiflorus*) die nutirende Spitze

---

[1]) Die undulirende Nutation. Sitzungsberichte der kais. Akad. der Wiss., Bd. 77 (1878), p. 25.

wenden sich, so lange sie geöffnet sind, ziemlich genau mit der Sonne und stehen Nachmittags, geschlossen, gegen Westen. Nach Sonnenuntergang erheben sie sich geotropisch und stehen die Nacht über aufrecht; aber schon das östliche Dämmerlicht genügt, um sie heliotropisch zu stellen. An sehr sonnigen Tagen folgen sie nur bis in die Vormittagsstunden der Sonne. Das intensive Sonnenlicht sistirt ihre Bewegung.

Was hier nur ausnahmsweise vorkommt, bildet bei den Blüthen anderer Pflanzen, z. B. bei der auf Feldern so gemeinen *Crepis arvensis*, die Regel. Die offenen Köpfchen derselben stehen Morgens nach Osten gewendet, gehen aber nur bis Südost, schliessen sich in dieser Stellung und richten sich Abends geotropisch auf. Ich werde später zeigen, dass thatsächlich das intensive Sonnenlicht die heliotropische Bewegung der Blüthenstengel zum Stillstande bringt.

Manche Blüthen und Inflorescenzen neigen sich gar nicht dem Lichte zu. Gewöhnlich stehen dieselben auf so kurzem Stiele, dass gar keine Bewegung zulässig ist. Man denke an die Blüthen der Königskerze (*Verbascum phlomoïdes*, etc.) oder der Kardendistel (*Dipsacus*), welche in der Inflorescenz eine fixe Lage einnehmen. Aber auch die Blüthenstände dieser Pflanzen bleiben aufrecht, da die Träger derselben, wie wir schon gesehen haben, gar nicht heliotropisch, wohl aber im hohen Grade geotropisch sind, was eben die constant aufrechte Lage hervorbringt und zur Ursache für die merkwürdige Eigenschaft der blüthetragenden Stämme dieser Pflanzen wird, sich nach erfolgter Schief- oder Querstellung wieder rasch aufzurichten. —

Auch unter den Pilzen sind in der neueren Zeit viele aufgefunden worden, welche positiv heliotropisch sind. Für unsere später folgenden Betrachtungen sind die einzelligen Sporangienträger von *Pilobolus*-Arten und andere Pilze mit deutlichem, positiv heliotropischem Charakter von besonders grossem Interesse.

so behandelte Keimling gebracht wurde, waren stets die günstigsten. So übertrug ich die Pflänzchen stets sofort in den absolut feuchten Raum und sorgte für günstigste Temperatur. Die auf Geotropismus zu prüfenden Pflänzchen wurden horizontal, die auf ihr heliotropisches Vermögen zu untersuchenden in einem Lichte aufgestellt, welches dem Optimum der Intensität für diesen Vorgang und speciell für das betreffende Organ entsprach.

In den nachfolgenden kleinen Tabellen bedeutet L Länge der Organe, beziehungsweise vor der Decapitation, l Länge der abgetragenen Stengelspitze, Z_{24} Zuwachs nach 24, Z_{48} Zuwachs nach 48 Stunden etc.

Versuche mit etiolirten Keimlingen von *Phaseolus multiflorus.*

Keimling	L	l	Z_{24}
a . .	44 Millim.	≐ 0 [1]	48 Proc.
b . .	42 „	2	30 „
c . .	44 „	4	18 „
d . .	39 „	6	15 „
e . .	38 „	8	10 „
f . .	31 „	10	4 „
g . .	34 „	12	0 „
h . .	45 „	0	83 „

Die bei *e* und *f* zurückgebliebenen Stumpfe hätten ohne Verletzung doch noch schätzungsweise um 20—24 Proc. sich verlängern können.

Der Keimling *h* krümmte sich sehr bald durch Geotropismus vertical aufwärts, *a* und *b* zeigten noch sehr deutlichen, aber lange nicht so ausgeprägten Geotropismus, wie der unverletzt gebliebene Keimling *h*, *c*—*e* waren nur wenig und eben nach Massgabe der Wachsthumsfähigkeit emporgekrümmt. An *f* liess sich nur eine Spur, an *g* gar kein Geotropismus mehr erkennen. In einem Parallelversuch [2])

---

[1]) Es wurde nämlich blos die oberste Spitze des Stengels abgenommen.

[2]) Zu diesen und den folgenden Parallelversuchen wurden Keimlinge genommen, deren Höhe annähernd mit den zu vergleichenden über-

zeigte sich *h* sehr stark heliotropisch, *a*—*d* liess nur geringen, *e*, *f* und *g* gar keinen Heliotropismus mehr erkennen.

Versuche mit etiolirten Keimlingen von *Helianthus annuus*.

Keimling	L	l	Z_{48}
a	52 Millim.	∸ 0 Millim.	8·4 Proc.
b	43 „	5 „	0 „
c	48 „	10 „	0 „
d	47 „	0 „	16 „

Der Keimling *d* krümmte sich sehr rasch geotropisch aufwärts und stand bald vertical, der Keimling *a* krümmte sich sehr beträchtlich, *b* deutlich und *c* beinahe gar nicht mehr geotropisch. Helianthus-Keimlinge sind bekanntlich nicht stark heliotropisch. Der im einseitigen Lichte vorgenommene Parallelversuch ergab, dass *a* nur wenig und *b* und *c* gar nicht mehr heliotropisch waren, während der unverletzt gebliebene Keimling sich deutlich der Lichtquelle zuwandte.

Versuche mit etiolirten Kohlkeimlingen (*Brassica oleracea*).

Keimling	L	l	Z_{24}	Z_{72}
a	32 Millim.	∸ 0 Millim.	15 Proc.	53 Proc.
b	30 „	2 „	11 „	31 „
c	31 „	4 „	7 „	19 „
d	29 „	6 „	3 „	7 „
e	30 „	8 „	0 „	0 „
f	28 „	10 „	0 „	0 „
g	29 „	12 „	0 „	0 „
h	32 „	14 „	0 „	0 „
i	26 „	16 „	0 „	0 „
k	29 „	0 „	36 „	115 „

einstimmte, und von denen die Spitze in der entsprechenden Länge (z. B. in dem mit *Phaseolus* angestellten Versuche in Strecken von 2, 4, 6 Millim.) abgetragen.

Der Keimling *k* krümmte sich bei Aufstellung im günstigen Lichte rasch und stark heliotropisch, *a* viel langsamer und schwächer, *b*, *c* nur schwach, *d* eben nur merklich, alle übrigen aber gar nicht mehr.

Aehnliches zeigte sich bezüglich der geotropischen Krümmungsfähigkeit. Nachdem Keimlinge gleicher Art und in gleicher Weise behandelt im feuchten Raume bei Ausschluss des Lichtes horizontal gelegt wurden, stellte sich *k* alsbald aufrecht, *a* erhob sich nicht mehr völlig, krümmte sich aber immerhin stark, *b* und *c* aber nur schwach, *d* kaum merklich, die übrigen gar nicht.

Da sämmtliche Keimlinge vor der Aufstellung mit Tusch in Partialzonen von je 1 Millimeter getheilt wurden, so liess sich zeigen, ob Zonen, die bei dem unverletzt gebliebenen noch stark wuchsen, bei den geköpften sich noch weiter entwickelten oder nicht. Es stellte sich hierbei heraus, dass solche Zonen entweder völlig ihres Wachsthums beraubt waren oder, bei schwächerer Verletzung — nämlich wenn nur kleine Stücke des Stengelendes abgetragen wurden — geschwächt wuchsen. —

Indem ich nun diese meine Versuchsergebnisse mit Darwin's Beobachtungen vergleiche, so zeigt sich wohl Uebereinstimmung in den Resultaten; allein es ergibt sich sofort, dass seine Experimente unvollständig waren und zu jenen Schlüssen nicht berechtigten, die er daraus gezogen. Wenn nämlich Keimlinge so stark verletzt werden, als Darwin dies mit seinen Kohlkeimlingen that, so verlieren sie ihre Wachsthumsfähigkeit und damit die Eignung zu heliotropischer Krümmung oder werden doch so sehr in beiderlei Beziehung geschwächt, dass sich aus den mit solchen decapitirten Pflänzchen gewonnenen Resultaten keinerlei Schluss auf die normalen ziehen lässt.

Wenn also Darwin sagt, dass die unteren Theile von Keimlingen, obgleich wachsthumsfähig, doch nicht heliotropisch sind, weil sie sich nach Entfernung des Stengelendes dem einseitigen Lichte nicht zuneigen, so ist dieser Schluss nicht berechtigt, weil die den stehen gebliebenen Theilen der

Graden seiner Intensität, und je nach der Richtung, in welcher es einfällt? Das Verhältniss zwischen der Brechbarkeit des Lichtes (Lichtfarbe) und den heliotropischen Effecten scheint schon ein minderes physiologisches Interesse darzubieten, da in der Natur immer nur gemischtes Licht auf die Pflanze einwirkt. Für ein tieferes Verständniss der heliotropischen Erscheinungen und behufs experimenteller Lösung mancher feineren Frage ist indess auch die Kenntniss dieser Beziehung unerlässlich.

Einfluss der Lichtintensität auf den Heliotropismus. Um die zwischen Lichtintensität und heliotropischem Effect bestehende Relation zu erfassen, muss man mit einer künstlichen Lichtquelle von constanter Leuchtkraft arbeiten, denn das Tageslicht ist bezüglich seiner Intensität fortwährenden Schwankungen unterworfen; auch erfordern manche Versuche längere Zeit, als der Tagesdauer entspricht. Ich habe meine entscheidenden Versuche mit einer Gasflamme von constanter Leuchtkraft durchgeführt. Die Gasflamme hatte eine Leuchtkraft von 6·5 englischen Normalkerzen. Setze ich die Intensität des von dieser Flamme in einer Entfernung von 1 Meter gespendeten Lichtes gleich 1, so krümmen sich die meisten Keimstengel noch bei einer Lichtintensität von 0·008 stark nach dem Lichte.

Sucht man nun mit Zuhilfenahme der Normalflamme die grösste Lichtstärke, bei welcher eben noch positiver Heliotropismus stattfindet, auf, und stellt man von hier an gegen die Lichtquelle zu Keimlinge der gleichen Art auf, so findet man, dass ein in einer bestimmten Entfernung befindlicher Keimling sich zuerst krümmt und nun nach beiden Seiten hin, also gegen die Flamme und von ihr weg, ganz successive immer später und schwächer die Krümmung eintritt. Man sieht also ganz deutlich, dass mit abnehmender Intensität des Lichts dessen heliotropische Kraft erst steigt, ein Maximum erreicht, von hier allmälig abnimmt und endlich den Werth Null erreicht.

durch Fortleitung des Lichtreizes entstehende heliotropische Bewegung mit beträchtlicher Kraft erfolge. Keimfähige Kohlsamen wurden mit einer beiläufig einen Viertel Zoll hohen Schichte eines sehr feinkörnigen Sandes bedeckt, welcher in einer Schichte von 0·1 Zoll sowohl im trockenen als befeuchteten Zustande für Licht undurchlässig war. Als die Hypocotyle eine Höhe von 0.4—0·55 Zoll erreicht hatten, wurden sie am Grunde noch dicht mit Sand umgeben und dann der Wirkung einer Paraffinlampe durch 9 Stunden ausgesetzt. Alle Stengelchen krümmten sich gegen das Licht und die im Sande befindlichen Theile neigten sich gleichfalls so stark vor, dass an der vom Lichte abgewendeten Seite Klüfte im Sande erschienen, welche etwa 0·01 Zoll weit waren. Die im Sande befindlichen Theile krümmten sich gegen das Licht zu und zwar in einer Tiefe von 0·1—0·5 Zoll. Diese im Sande erfolgte Krümmung wird gleichfalls einem Einflusse zugeschrieben, welcher von dem oberen beleuchteten Theile nach abwärts geleitet worden war.

Aehnliche Versuche wurden mit Keimlingen von *Beta vulgaris* angestellt, deren Hypocotyle entweder mit geschwärztem Goldschlägerhäutchen oder mit Staniolplättchen überdeckt waren. Andere blieben unbedeckt. Der Erfolg war im Ganzen der gleiche, wie bei den früheren Versuchen. —

Aus diesen Versuchen ist allerdings der starke Heliotropismus der oberen Hälfte des Hypocotyls zu entnehmen. Dies steht auch nach anderen Beobachtungen vollkommen fest. Denn das Längenwachsthum ist in der obern Hälfte ungleich stärker als in der untern. Es wurde aber oben dargelegt, dass die Zone stärkster heliotropischer Krümmung nahezu in jenen Stengeltheil fällt, welcher am stärksten wächst. Aus den Versuchen geht ferner mit Sicherheit hervor, dass die untere Hälfte der Hypocotyle durch directen Lichteinfluss gegen die Lichtquelle hin nicht gebeugt worden sein konnte. So weit lässt sich also gegen die Versuche nichts einwenden. Nun wird aber weiter aus den Versuchen der Schluss gezogen, dass der in der oberen Hälfte des Hypocotyls erzeugte Heliotropismus sich nach abwärts fortpflanze, denn

men muss und nach erreichtem Optimum (*b*) wieder allmälig sinken muss bis zur Erreichung des unteren Minimum.

Dass das Licht während der (positiv) heliotropischen Action eine Hemmung des Längenwachsthums hervorruft, lehrt schon der Vergleich eines im Finstern mit einem im Lichte gezogenen Keimlinge. Die Stengel des erstern sind im Vergleiche zum letztern stark verlängert. Ein einseitig beleuchteter, heliotropisch sich krümmender Stengel zeigt also gewissermassen ein doppeltes Verhalten: die nach der Lichtquelle gewendete Hälfte verhält sich so wie ein im Lichte, die entgegengesetzte wie ein im Finstern wachsender Stengel; letztere ist im Vergleiche zur ersteren verlängert und da beide im Verbande sind, muss eine Krümmung der Stengel zum Lichte hin stattfinden.

Beleuchtet man eine Flucht gleicher Keimlinge mit einem Lichte von constanter Leuchtkraft und lässt man diese Pflänzchen um ihre Axe gleichmässig rotiren, um durch allseitige Beleuchtung der Stengel deren positiven Heliotropismus aufzuheben, so sieht man, dass die Pflänzchen desto länger werden, je weiter sie von der Lichtquelle entfernt sind. Doch geht dies nur bis zu einer bestimmten Grenze, von welcher an alle Stengel gleich lang bleiben, indem eine gewisse Lichtintensität existirt, auf welche die Pflanze nicht mehr reagirt. Das Längenwachsthum der Organe fällt dann gleich aus, ob die Pflanze der genannten schwachen Lichtwirkung ausgesetzt ist oder in vollkommener Dunkelheit sich befindet.

Das Licht verlangsamt also entschieden das Längenwachsthum der Stengel und es lässt sich experimentell zeigen, dass Lichtintensitäten existiren, welche das Längenwachsthum vollständig aufzuheben vermag. Aus dem Dunkeln genommene, quer gegen die Sonnenstrahlen gerichtete Keimlinge der Wicke wachsen gar nicht mehr weiter, selbst wenn alle anderen Wachsthumsbedingungen vollständig erfüllt sind. So erklärt sich auch das Stillestehen der Blüthenköpfe von *Tragopogon* an heissen Sommer-Mittagen und die schon Vormittags unterbrochene Bewegung der Blüthen von *Son-*

in einer ganz andern Absicht. Es sollte nämlich die (einseitige) Wirkung der Schwerkraft während des heliotropischen Versuches ausgeschlossen werden, um den alleinigen Einfluss des Lichtes auf die Krümmung des Stengels kennen zu lernen. Nichtsdestoweniger leistet dieser Versuch, wie sich gleich zeigen wird, auch in unserer Frage ausgezeichnete Dienste; ja ich glaube, es hätte für unseren Zweck kein besserer Versuch erdacht werden können.

Kressekeimlinge, welche eine Höhe von 2·5 Centimeter hatten und die im obern Drittel sehr stark in die Länge wuchsen, in dem unteren aber ein schwächeres, jedoch noch nachweisliches Längenwachsthum darboten, wurden auf einem Rotationsapparat, der in einer Stunde eine Umdrehung machte, um eine horizontale Axe so rotiren gelassen, dass stets nur eine und dieselbe Seite der Stengel beleuchtet wurde.

Man denke sich eine grosse starke Schiffsuhr mit verticalem Zifferblatte und an Stelle des Minutenzeigers an der horizontal stehenden Axe desselben eine verticale Metallplatte angebracht, an welcher in radialer Richtung vier Metallhülsen zur Aufnahme kleiner cylindrischer Gefässe sich befinden. Diese Gefässe wurden mit Erde gefüllt und darin die Kressesamen zur Keimung gebracht. Nachdem die Keimlinge die gewünschte Höhe erreicht hatten, wurden sie in die Metallhülsen gebracht und das Uhrwerk in Gang gesetzt. Der Apparat kam in ein völlig verdunkeltes, für die heliotropischen Versuche besonders adaptirtes Gemach, in die Dunkelkammer [1]), und wurde vor der Normalflamme (Gasflamme von constanter Leuchtkraft = 6·5 Normalkerzen) so aufgestellt, dass diese dem Zifferblatt — welches indess selbstverständlich mit mattschwarzem Anstrich wie die übrigen Theile der Uhr versehen war — genau gegenüber stand. Jeder Keimling bewegte sich also so wie der Zeiger einer vertical gehaltenen

[1]) Eine genaue Beschreibung meiner Dunkelkammer, in welcher alle störenden Lichtreflexe ausgeschlossen sind, befindet sich im ersten Theil der Monographie des Heliotropismus, p. 175.

Taschenuhr, stand anfänglich vertical nach **aufwärts**, nach einer Viertelstunde horizontal, nach einer weiteren Viertelstunde vertical nach **abwärts** u. s. w. Nur die vom Zifferblatte abgekehrte Seite der Keimstengel empfing von der Gasflamme aus Licht.

Die Keimlinge wurden nun so weit von der Normalflamme entfernt, dass sie sich in der für sie günstigsten Lichtintensität befanden, bei welcher am raschesten Heliotropismus eintrat. Diese Entfernung von der Normalflamme betrug 2·5 Meter. In der gleichen Entfernung wurden Kressekeimlinge der gleichen Aussaat vertical und ruhend aufgestellt und diese mit den rotirenden verglichen. Die heliotropische Krümmung Beider trat gleichzeitig ein[1]).

Ich lasse nun jenen Theil der Beschreibung meines Versuches folgen, welcher für unsere Frage entscheidend ist: „Vergleicht man die am Rotationsapparat befindlichen Keimlinge mit denjenigen, welche aufrecht aufgestellt sind, so sieht man ganz deutlich, dass die ersteren im unteren Theile völlig vertical stehen, der obere Theil aber im scharfen Bogen der Lichtquelle zugeneigt ist, ferner dass die letzteren bis auf den Grund gegen die Lichtquelle hin concav gekrümmt sind. — Wie kommt es nun, dass an jenen Keimlingen, welche der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogen waren, die untere Stengelpartie aufrecht steht, während sie bei der vertical aufgestellten gegen die Lichtquelle hin geneigt ist? Man kann doch nicht annehmen, dass die letzteren einen stärkeren Heliotropismus darbieten, als die ersteren, da ja die Versuchsbedingungen und namentlich die Beleuchtungsverhältnisse genau dieselben sind, wie bei den ersteren; **offenbar ist diese untere Krümmung**

---

[1]) In anderen Distanzen von der Flamme krümmten sich die rotirenden Keimlinge stets früher als die ruhend aufgestellten, weil bei letzteren der im Rotationsversuch ausgeschlossene negative Geotropismus dem positiven Heliotropismus entgegenwirkt. Im Optimum der Lichtintensität ist aber der Geotropismus, wie ich gefunden habe, wirkungslos und deshalb verhalten sich die dieser Lichtintensität ausgesetzten ruhenden Keimlinge so wie die rotirenden.

gar keine heliotropische, sondern kommt durch die continuirliche Belastung, mit welcher das heliotropisch vorgeneigte Stengelende auf das untere Stengelende wirkt, zu Stande, ist aber gleich der heliotropischen Krümmung eine Wachsthumserscheinung, welche durch den Zug, der auf die Schattenseite und durch den Druck, der auf die Lichtseite ausgeübt wird, inducirt wird. Es ist selbstverständlich, dass an den rotirenden Keimlingen diese einseitige Zug- und Druckwirkung durch das heliotropisch vorgeneigte Stengelende gar nicht ausgeübt werden konnte, da jeder einseitige Zug bei der um 180° veränderten Stellung in einseitigen Druck umgewandelt wird"[1]).

Ich muss noch hinzufügen, dass die heliotropische Krümmung der rotirenden Keimlinge in einer auf der Rotationsebene senkrechten Richtung erfolgte. Daraus geht aber hervor, dass das obere Stengelende durch das Licht gezwungen wurde, sich in eine auf die Rotationsebene senkrechte Richtung zu stellen. Man sieht also, dass der an sich heliotropisch krümmungsfähige Theil dem Lichte auf das Vollkommenste folgte, da er sich mit seinem Ende in die Richtung der Lichtstrahlen stellte. Weiter kann aber eine heliotropische Bewegung nicht gehen.

Nun entsteht aber sofort die Frage, warum blieb der untere Theil des Stengels der rotirenden Keimlinge gerade, wenn, wie Darwin behauptet, der heliotropische Reiz sich von dem direct heliotropischen oberen Ende nach dem unteren fortpflanzen soll? Wäre Darwin's Schluss richtig, so hätte sich auch der untere Theil der in Rotation befindlichen Stengel krümmen müssen.

Der Versuch zeigt auch auf das Eindringlichste, dass die unteren Hälften der Keimstengel gar nicht heliotropisch sind, denn sie krümmten sich nicht gegen das Licht, obgleich sie fortwährend und, da die Pflänzchen im Op-

---

[1]) a a O. S. 197.

timum der Lichtstärke sich befanden, stets in der günstigsten Weise beleuchtet waren.

Ich bemerke noch, und es stand dies von vorneherein zu erwarten, dass die Kohlkeimlinge kein anderes Verhalten als die ebenerwähnten Kressekeimlinge zeigten, wenn sie um horizontale Axe bei einseitigem Lichte rotirten. Ich habe die Versuche mit verschieden hohen Keimlingen gemacht. Hatten die Stengelchen blos eine Höhe von 1—1·5 Centimeter, so krümmten sie sich bei der Rotation bis auf den Grund oder bis zu zwei Dritteln hinab; waren sie 2 bis 4 Centimeter hoch, so krümmte sich der obere Theil bis zur Hälfte oder bis zu einem Drittel. Er krümmte sich ebenso viel vom Stengel, als direct heliotropisch ist und was nicht direct heliotropisch ist, erfährt bei dieser Versuchsanstellung keinerlei Krümmung. Dass ganz junge Keimlinge auch beim Rotationsversuch sich bis auf den Grund zum Lichte beugen, beweist gleichfalls, dass die gerade Richtung der älteren keine durch die Rotation erzielte Zwangsrichtung ist. — Aehnliche Versuche habe ich noch mit zahlreichen anderen Keimlingen angestellt, wobei ich stets mit den schon angeführten übereinstimmende Ergebnisse erhielt.

Aus diesen Versuchen geht zunächst auf das Bestimmteste hervor, dass die Angabe Darwin's, der Heliotropismus übertrage sich als Reiz auf benachbarte nicht heliotropische Organtheile, nicht richtig ist, da sich diese Angabe auf unvollkommene Versuche stützt. Was Darwin als eine Reizübertragung deutete, ist ein durch den heliotropisch vorgeneigten oberen Theil des Organs hervorgerufenes Belastungsphänomen, welches Zugwachsthum einleitete.

Ich werde nun den Beweis erbringen, dass auch heliotropisch krümmungsfähige Theile sich nicht heliotropisch krümmen, wenn sie nicht direct beleuchtet werden, auch wenn ein gleichfalls heliotropischer benachbarter Theil beleuchtet wird, mit anderen Worten, dass der Heliotropismus

sich nicht wie ein Reiz auf andere heliotropische Theile fortpflanzt.

Es ist nicht leicht, diesen Nachweis mit Sicherheit zu führen, da ein heliotropischer Pflanzentheil bei seiner Krümmung den benachbarten nothwendigerweise etwas mitkrümmen muss. Doch habe ich einige Versuche ersonnen, welche in genügender Weise das wahre Verhalten darlegen.

Ich liess Kohlkeimlinge in der oben angegebenen Weise von der Normalflamme rotiren, wählte aber zum Versuche absichtlich solche Keimlinge aus, welche bis auf den Grund noch heliotropisch krümmungsfähig waren. Sie hatten eine Höhe von 1 Centimeter. Es wurden, wie immer, alle vier Cylinder eines Rotationsapparates mit Pflänzchen versehen. Die Pflänzchen zweier Cylinder liess ich wie bei dem obigen Versuche im vollen Lichte rotiren. Vor die Pflänzchen der zwei anderen Cylinder steckte ich kleine mattschwarze Metallplättchen und zwar so auf, dass die obere Hälfte der Hypocotyle voll beleuchtet war, die untere im Dunkeln sich befand, aber doch noch Raum zur freien Bewegung hatte. Um etwaiges seitliches Licht abzuhalten, brachte ich auch seitwärts die schwarzen Plättchen an. Nach $1^1/_2$ Stunden waren die frei beleuchteten Keimlinge bis auf den Grund gegen die Lichtquelle hingekrümmt, die halb verdunkelten standen im unteren Theile aufrecht, während der obere gegen die Flamme hin gerichtet war. Der Versuch wurde mit Kresse wiederholt und gab genau dasselbe Resultat.

Der Versuch wurde auch in der Weise abgeändert, dass die Glascylinder, in welchen die Keimlinge zur Entwickelung gebracht wurden, nicht wie sonst bis an den Rand mit Erde gefüllt wurden, sondern eine Strecke von 3 bis 4 Millimeter freigelassen und aussen mit undurchsichtigem schwarzen Papier, innen mit schwarzer Farbe überzogen wurden, so zwar, dass die Keimlinge, welche aus dem Boden heraus kamen, anfänglich nicht beleuchtet waren.

Vergegenwärtigt man sich die Lage der Gefässe — ihre Axen stehen in einer auf den Lichteinfall senkrechten

in sehr schwachem Lichte im hohen Grade positiv heliotropisch sind und erst im intensiven Tageslichte den zuerst bezeichneten Charakter annehmen. Ein gleiches Verhalten bieten die Epheusprossen dar und, wie ich fand, zahlreiche Stengel, namentlich kurz vor Beendigung des Längenwachsthums. Die Eignung zu negativem Heliotropismus nehmen diese Organe erst im intensiveren Lichte an. Es ist deshalb eigentlich nicht einzusehen, warum solche Organe im Finstern verlangsamt wachsen sollen. Bedenkt man ferner, dass derartige Organe in schwachem Lichte als positiv heliotropisch sich erweisen, so muss man bei ihnen geradezu ein verstärktes Wachsthum im Finstern erwarten.

Nach meinen Untersuchungen ist der negative Heliotropismus sehr weit verbreitet und ich halte die Annahme, dass alle Stengel die Eignung zur Lichtscheue haben, selbst wenn sich dies auch direct nicht thatsächlich feststellen liesse, keineswegs für eine Absurdität.

Meine Auffassung bezüglich der Eignung eines und desselben Organs zur positiven und negativen heliotropischen Bewegung ist die folgende. Ich nehme an, dass in solchen Organen positiv und negativ heliotropische Elemente vorhanden sind, von denen die ersteren im Finstern, die letzteren im Lichte begünstigt wachsen. Da die Stengel, so lange sie noch sehr parenchymreich sind, nämlich das Gefässbündel noch wenig ausgebildet ist, relativ stark positiv heliotropisch sind und gewöhnlich erst später mit der stärkeren Entwicklung des Gefässbündels die Eignung zu negativem Heliotropismus annehmen, so halte ich die Parenchymzellen für die positiv heliotropischen Elemente und erblicke in — mir noch nicht näher bekannten — Zellen des Gefässbündels die negativ heliotropischen Elemente. In Uebereinstimmung mit dieser Auffassung steht das eigenthümliche, gleich zu schildernde Verhalten des Längenwachsthums der Stengel in verschieden intensivem Lichte, das ohne Annahme positiv und negativ heliotropischer Elemente nicht wohl zu begreifen wäre. Wenn man Keimlinge intensivem Sonnenlichte aussetzt, so wachsen sie bei günstigem Lichteinfalle gar nicht. Es wird also, wie ich

indess schon oben mittheilte, durch hohe Intensität des Lichtes das Wachsthum der Stengel völlig sistirt. Nun existirt, wie ich ebenfalls schon früher angab, eine sehr geringe Lichtintensität, welcher gegenüber die Pflanze nicht mehr reagirt; die Stengel wachsen, dieser Lichtstärke ausgesetzt, so stark, als ständen sie in absoluter Finsterniss. Wenn man nun nicht allzu junge Stengel bezüglich ihres Längenwachsthums innerhalb dieser Grenzen der Lichtintensität prüft, so findet man zunächst, dass bei fallender Lichtstärke die Stengel etwas an Länge zu- und nach Erreichung eines ersten (kleinen) Maximums wieder an Länge abnehmen (Minimum); nunmehr steigert sich bei weiter abnehmender Lichtstärke das Längenwachsthum der Stengel continuirlich bis zur Erreichung eines zweiten (grossen) Maximums, das bei jener oben genannten geringen Intensität, welche für die Stengel schon gleichbedeutend mit Dunkelheit ist, eintritt. Die in hoher Lichtintensität eintretende Förderung des Längenwachsthums und die Abnahme bis zum Minimum ist den negativ heliotropischen Elementen zuzuschreiben, welche im starken Lichte begünstigt wachsen, doch aber bei einer bestimmten Lichtstärke am meisten im Längenwachsthum gefördert erscheinen. Die Förderung des Längenwachsthums in schwächerem Lichte vom Minimum bis zum grossen Maximum ist auf Rechnung der positiv heliotropischen Elemente zu setzen, welche, wie schon oben mitgetheilt, mit abnehmender Lichtstärke, bis zu einer bestimmten Grenze, ein sich steigerndes Wachsthum zu erkennen geben.

Wenn nun in einem Organe positiv und negativ heliotropische Elemente vorkommen, so wird es auf das Quantitätsverhältniss der beiderlei lichtempfindlichen Elemente und auf die Lichtintensitäten, auf welche die einen und die anderen reagiren, ankommen, ob das Organ positiv oder negativ heliotropisch oder aneliotrop erscheint. Ueberwiegen, was in jugendlichen Organen Regel ist, die positiv heliotropischen Elemente, so wird das Organ im schwachen Lichte positiv, in starkem aneliotrop sich benehmen. Dies scheint auch die

Regel zu sein. In älteren, aber noch in die Länge wachsenden Organen treten die negativ heliotropischen relativ reichlich auf, und es ist hier bei starker Beleuchtung die Möglichkeit zu negativ heliotropischer Krümmung gegeben. Nähern sich die beiden Lichtintensitäten, auf welche positiv und negativ heliotropische Elemente reagiren, so wird der factische heliotropische Effect sich auch vermindern, ja auf Null reduciren können.

VII. Mechanik des Heliotropismus.

Was zunächst das Zustandekommen des positiven Heliotropismus anlangt, so haben meine Versuche gezeigt, dass bei vielzelligen Organen, z. B. Stengeln, der Turgor in den Zellen der Schattenhälfte grösser ist als in denen der Lichthälfte. Schon diese Turgordifferenz müsste, gleiche Dehnungszustände in sämmtlichen Zellmembranen des ganzen Organs vorausgesetzt, zur heliotropischen Krümmung führen. Es wurde von mir aber auch der Nachweis geführt, dass die Gewebe der Schattenhälfte ductiler als die der Lichthälfte sind. Auch dieser Umstand befördert bei vielzelligen Organen den positiven Heliotropismus. Für einzellige, positiv heliotropische Organe, z. B. für Sporangienträger von *Pilobolus crystallinus*, ist aber die grössere Ductilität der Schattenseite des Organs (vom Lichte abgewendeter Theil der Zellmembran) geradezu eine Bedingung, ohne welche eine Neigung zum Lichte gar nicht zu Stande kommen kann, weil ja innerhalb einer Zelle doch nur ein bestimmter Druck existiren kann, mithin von einer bei vielzelligen Organen zum Heliotropismus führenden Turgordifferenz hier keine Rede sein kann.

Man sieht also, dass im Wesentlichen der positive Heliotropismus vielzelliger und einzelliger Organe in gleicher Weise vor sich geht und dass die von einem hervorragenden Physiologen gemachte Unterscheidung zweier Arten des positiven Heliotropismus — des der vielzelligen Organe, bei welchen ausschliesslich der Turgor im Spiel ist, und des der einzelligen Organe, bei welchen zudem ein ungleiches Verhalten

der Zellmembran an Licht- und Schattenseite mitwirkt — nicht mehr aufrecht erhalten werden muss [1]).

Die Einflussnahme des Lichtes auf den positiven Heliotropismus ist uns in allen Einzelnheiten noch nicht verständig und namentlich die Veränderungen, welche das Licht im Protoplasma hervorruft, unbekannt. Das aber lässt sich mit Bestimmtheit aussagen, dass das Licht den Turgor herabsetzt und die Ductilität der Wand verringert. In vielzelligen Organen herrscht also an der Schattenseite der grössere Turgor und die grössere Dehnbarkeit der Zellwände; es muss also diese Seite eine Ueberverlängerung erfahren. Bei einzelligen Organen wird der Turgor geringer sein, wenn sie im Lichte, grösser, wenn sie im Finstern sich befindet Ist der Turgor im Lichte aber doch noch so gross, um die Wand dehnen zu können, so wird, falls das Licht auch die Ductilität der beleuchteten Zellwandseite genügend herabsetzt, positiv heliotropische Bewegung eintreten.

Bezüglich des negativen Heliotropismus liegen bis jetzt keine Thatsachen vor, welche uns einen Einblick in die Mechanik dieses Vorganges gestatteten. In blossen Vermuthungen wollen wir uns aber hier nicht ergehen.

Ich habe im Vorhergehenden die wichtigsten, den Heliotropismus betreffenden Thatsachen angeführt und auf Grund dieser das Zustandekommen dieser merkwürdigen Bewegungserscheinung zu erklären versucht.

Ich muss nun noch, bevor ich diesen Theil meiner Schrift schliesse, auf zwei Punkte aufmerksam machen. Erstens erinnere ich daran, dass ich in meiner Darstellung nur das allerwichtigste auf den Heliotropismus Bezugnehmende hervorhob und nur jene Thatsachen und Betrachtungen schärfer hervortreten liess, welche ich für die nunmehr folgende Discussion der Darwin'schen Forschungs-Ergebnisse benöthige. Zweitens bemerke ich, dass zahlreiche Lagen der Organe gegen das Licht nicht durch dieses allein, sondern unter gleichzeitigem Einflusss mehrerer anderer äusserer

[1]) Vgl. Pfeffer, osmostische Untersuchungen, p. 207 ff.

Kräfte, namentlich der Schwerkraft, zu Stande kommen. Dieses Zusammenwirken mehrerer äusserer Kräfte werde ich erst in späteren Capiteln erörtern können. Dort erst werde ich auf den von Darwin als blosse Lichtwirkung aufgefassten Diaheliotropismus, welcher auf das Zusammenwirken von Licht und anderen äusseren, aber auch gewissen in der Pflanze thätigen Ursachen zurückzuführen ist, zu sprechen kommen.

VIII. Kritik der auf Heliotropismus bezugnehmenden Beobachtungen und Ansichten Darwin's.

Zusammenfassung der Resultate des Autors. Wenn ich das, was Darwin's Werk Originelles über positiven und negativen Heliotropismus bringt, kurz znsammenfasse, so gelange ich zu folgenden Sätzen:

1. Sowohl positiver als negativer Heliotropismus sind nichts anderes als modificirte Formen einer fast allen lebenden Pflanzentheilen zukommenden Urbewegung, der Circumnutation.
2. Die heliotropische Kraft des Lichtes wächst mit dessen Intensität.
3. Das Licht wirkt auf die heliotropischen Pflanzentheile, „ungefähr in derselben Art und Weise wie auf das Nervensystem der Thiere“, also wie ein Reiz ein; denn die Stärke der Krümmung wächst und fällt nicht im Verhältnisse zur Lichtmenge.
4. Das Licht wirkt auf die heliotropischen Theile wie ein Reiz, da die Pflanzen in Bezug auf die Stärke der Beleuchtung für jeden Contrast besonders empfindlich sind.
5. Die Wirkung des Lichtes pflanzt sich einem Reize gleich auch auf unbeleuchtete Theile fort, und vermag selbst in Organtheilen, welche direct nicht heliotropisch sind, heliotropische Bewegungen hervorzurufen.

Da ich die Circumnutation erst im letzten Capitel bespreche und ihr Wesen auf Grund besonderer Beobachtungen, die in die früheren Abschnitte nicht leicht eingeflochten

werden können, erörtern werde, so entfällt die Discussion des ersten hier angeführten Satzes an dieser Stelle.

Von der grössten Tragweite erscheinen jene der oben angegebenen Zusammenfassungen, denen zu Folge eine Analogie zwischen an reizbaren Organen der Thiere auftretenden Erscheinungen und den heliotropischen Phänomenen bestehen soll. Darwin will so auf indirectem Wege zeigen, dass der Heliotropismus eine Reizerscheinung ist und sagt ausdrücklich, dass das Licht keinen directen mechanischen Einfluss auf den sich heliotropisch krümmenden Pflanzentheil ausübe [1].

Ich gehe auf eine principielle Prüfung der Frage hier nicht ein, sondern begnüge mich, die oben mitgetheilten Abstractionen zu prüfen.

Unter diesen scheint mir die letzte (5) die bedenklichste zu sein, weshalb ich dieselben an erster Stelle discutiren will.

Kann sich die heliotropische Wirkung des Lichtes auch auf unbeleuchtete Pflanzentheile fortpflanzen?

Die von Darwin aufgestellte Behauptung, dass der Lichtreiz nicht nur auf heliotropische, sondern sogar auf Organtheile sich übertragen könne, welche gar nicht heliotropisch krümmungsfähig sind, setzt eine ganz und gar neue physiologische Thatsache von grosser Bedeutung voraus, wesswegen die Prüfung der Erscheinungen, auf welche sich Darwin's Anschauung stützt, besondere Vorsicht erheischt.

Darwin experimentirte sowohl mit Cotylen verschiedener Gramineen als mit Stengeln. Da alle Blattgebilde im Vergleiche zu den Stengeln sich durch Complication ihrer Bewegungen auszeichnen, was ich später noch genauer nachweisen werde, so halte ich es für zweckmässig, die mit Stengeln ausgeführten Versuche ganz besonders in's Auge zu fassen. Es wird auch jeder mit den Erscheinungen des Heliotropismus Vertraute mir gerne zugeben, dass man mit Stengeln leichter experimentiren kann. Uebrigens hat Darwin

[1]) S. 393 (Orig. p. 461).

auf die mit Stengeln erzielten Resultate genau dasselbe Gewicht gelegt, wie auf die mit Cotyledonen erzielten. Ich komme indess auch noch auf die mit Blattorganen angestellten Versuche Darwin's zu reden.

Es wurden zunächst Experimente mit Kohl (*Brassica oleracea*) angestellt, und das Verhalten des Hypocotyls dieser Pflanze im Lichte beobachtet. In dem Versuche kamen Keimlinge zur Verwendung, die etwa eine Höhe von einem (englischen) Zoll erreicht hatten und die, bei verticaler Aufstellung, von seitlichem Lichte getroffen, sich ihrer ganzen Länge nach im Bogen gegen die Lichtquelle hin krümmten. Darwin sucht nun den Beweis zu liefern, dass der untere Theil der Krümmung gleich dem oberen durch Heliotropismus hervorgerufen werde, letzterer aber den Reiz auf den ersteren übertrage.

Die ersten Versuche bestanden darin, dass die Keimlinge in verschiedenen Höhen abgeschnitten wurden. Der unter normalen Verhältnissen gegen das Licht gekrümmte Theil blieb an den decapitirten Pflänzchen im Lichte aufrecht.

Darwin legt auf diesen Versuch allerdings keinen besondern Werth. Ich würde diese Art der Versuchsanstellung nicht weiter kritisiren, aber es ergaben sich bei Stengeln, welche ihrer Spitze beraubt wurden, Wachsthumsverhältnisse, ferner heliotropische und geotropische Erscheinungen, welche für die Frage der Wachsthumsbewegungen von hoher Wichtigkeit sind und die ich um so mehr discutiren muss, als sich analoge Beziehungen auch für decapitirte Wurzeln constatiren lassen; mit ihrer Spitze beraubten Wurzeln hat aber Darwin, wie wir später sehen werden, sehr viele Versuche angestellt und aus ihnen sehr weitgehende Schlüsse gezogen.

Ich habe schon vor einigen Jahren [1]) die merkwürdige Beobachtung gemacht, dass wenn man an Keimlingen der Schminkbohne (*Phaseolus multiflorus*) die nutirende Spitze

---

[1]) Die undulirende Nutation. Sitzungsberichte der kais. Akad. der Wiss., Bd. 77 (1878), p. 25.

abträgt, alles Wachsthum des verletzten Organs stille steht, auch keine geotropische oder heliotropische Krümmung an den Stengeln sich mehr einstellt, obgleich die Cotylen noch mit Reservestoffen versehen sind und das zurückbleibende Stengelstück, wie der Vergleich mit unverletzt gebliebenen Keimlingen zeigt, noch bedeutend wachsthumsfähig blieb.

Ich untersuchte nun die Keimlinge zahlreicher anderer Pflanzen in dieser Richtung und erhielt folgendes Resultat, welches ich ausnahmslos bestätigt fand. Wachsende Stengel vertragen die Beseitigung der Spitze schlecht. Diese Verletzung drückt sich stets in herabgesetzter oder vollkommen zum Stillstande gebrachter Wachsthumsfähigkeit des Stengels aus. Hört in Folge der Decapitation das Wachsthum des Organs vollkommen auf, so kann sich dasselbe selbstverständlich weder heliotropisch noch geotropisch krümmen. Wird aber die Wachsthumsfähigkeit des Organs durch die Verletzung blos verringert, so vermindert sich damit proportional die heliotropische und geotropische Krümmungsfähigkeit.

Ich werde noch oftmals Gelegenheit haben, Thatsachen beizubringen, welche den aus diesen Beobachtungen sich ergebenden Satz bestätigen, dass ein bestimmtes Organ desto stärker heliotropisch oder geotropisch ist, je grösser dessen Wachsthumsfähigkeit sich gestaltet. Mit Zuhilfenahme dieses Satzes, gegen den keine einzige mir untergekommene Beobachtung spricht, erklärt sich, wie wir noch oftmals sehen werden, eine Reihe von Erscheinungen, die jetzt nur in sehr gezwungener Weise gedeutet werden konnten.

Ich gehe nun zu meinen diesbezüglichen Beobachtungen über und bemerke vorerst nur, dass ich im Nachfolgenden, um nicht zu ermüden, nur einige wenige, nicht besonders ausgewählte Versuchsreihen wiedergebe.

Die Beseitigung der Stengelspitze erfolgte mittelst eines scharfen Rasiermessers und stets in der Weise, dass keine andere Verletzung, Quetschung oder dergleichen, den Keimling traf. Die Wachsthumsbedingungen, unter welche der

so behandelte Keimling gebracht wurde, waren stets die günstigsten. So übertrug ich die Pflänzchen stets sofort in den absolut feuchten Raum und sorgte für günstigste Temperatur. Die auf Geotropismus zu prüfenden Pflänzchen wurden horizontal, die auf ihr heliotropisches Vermögen zu untersuchenden in einem Lichte aufgestellt, welches dem Optimum der Intensität für diesen Vorgang und speciell für das betreffende Organ entsprach.

In den nachfolgenden kleinen Tabellen bedeutet L Länge der Organe, beziehungsweise vor der Decapitation, l Länge der abgetragenen Stengelspitze, Z_{24} Zuwachs nach 24, Z_{48} Zuwachs nach 48 Stunden etc.

Versuche mit etiolirten Keimlingen von *Phaseolus multiflorus.*

Keimling	L	l	Z_{24}
a . . 44	Millim..	≐ 0 [1]	48 Proc.
b . . 42	„	2	30 „
c . . 44	„	4	18 „
d . . 39	„	6	15 „
e . . 38	„	8	10 „
f . . 31	„	10	4 „
g . . 34	„	12	0 „
h . . 45	„	0	83 „

Die bei *e* und *f* zurückgebliebenen Stumpfe hätten ohne Verletzung doch noch schätzungsweise um 20—24 Proc. sich verlängern können.

Der Keimling *h* krümmte sich sehr bald durch Geotropismus vertical aufwärts, *a* und *b* zeigten noch sehr deutlichen, aber lange nicht so ausgeprägten Geotropismus, wie der unverletzt gebliebene Keimling *h*, *c*—*e* waren nur wenig und eben nach Massgabe der Wachsthumsfähigkeit emporgekrümmt. An *f* liess sich nur eine Spur, an *g* gar kein Geotropismus mehr erkennen. In einem Parallelversuch [2])

[1]) Es wurde nämlich blos die oberste Spitze des Stengels abgenommen.

[2]) Zu diesen und den folgenden Parallelversuchen wurden Keimlinge genommen, deren Höhe annähernd mit den zu vergleichenden über-

zeigte sich *h* sehr stark heliotropisch, *a—d* liess nur geringen, *e, f* und *g* gar keinen Heliotropismus mehr erkennen.

Versuche mit etiolirten Keimlingen von *Helianthus annuus.*

Keimling	L	l	Z_{48}
a	52 Millim.	≐ 0 Millim.	8·4 Proc.
b	43 „	5 „	0 „
c	48 „	10 „	0 „
d	47 „	0 „	16 „

Der Keimling *d* krümmte sich sehr rasch geotropisch aufwärts und stand bald vertical, der Keimling *a* krümmte sich sehr beträchtlich, *b* deutlich und *c* beinahe gar nicht mehr geotropisch. Helianthus-Keimlinge sind bekanntlich nicht stark heliotropisch. Der im einseitigen Lichte vorgenommene Parallelversuch ergab, dass *a* nur wenig und *b* und *c* gar nicht mehr heliotropisch waren, während der unverletzt gebliebene Keimling sich deutlich der Lichtquelle zuwandte.

Versuche mit etiolirten Kohlkeimlingen (*Brassica oleracea*).

Keimling	L	l	Z_{24}	Z_{72}
a . .	32 Millim.	≐ 0 Millim.	15 Proc.	53 Proc.
b . .	30 „	2 „	11 „	31 „
c . .	31 „	4 „	7 „	19 „
d . .	29 „	6 „	3 „	7 „
e . .	30 „	8 „	0 „	0 „
f . .	28 „	10 „	0 „	0 „
g . .	29 „	12 „	0 „	0 „
h . .	32 „	14 „	0 „	0 „
i . .	26 „	16 „	0 „	0 „
k . .	29 „	0 „	36 „	115 „

einstimmte, und von denen die Spitze in der entsprechenden Länge (z. B. in dem mit *Phaseolus* angestellten Versuche in Strecken von 2, 4, 6 Millim.) abgetragen.

Der Keimling *k* krümmte sich bei Aufstellung im günstigen Lichte rasch und stark heliotropisch, *a* viel langsamer und schwächer, *b*, *c* nur schwach, *d* eben nur merklich, alle übrigen aber gar nicht mehr.

Aehnliches zeigte sich bezüglich der geotropischen Krümmungsfähigkeit. Nachdem Keimlinge gleicher Art und in gleicher Weise behandelt im feuchten Raume bei Ausschluss des Lichtes horizontal gelegt wurden, stellte sich *k* alsbald aufrecht, *a* erhob sich nicht mehr völlig, krümmte sich aber immerhin stark, *b* und *c* aber nur schwach, *d* kaum merklich, die übrigen gar nicht.

Da sämmtliche Keimlinge vor der Aufstellung mit Tusch in Partialzonen von je 1 Millimeter getheilt wurden, so liess sich zeigen, ob Zonen, die bei dem unverletzt gebliebenen noch stark wuchsen, bei den geköpften sich noch weiter entwickelten oder nicht. Es stellte sich hierbei heraus, dass solche Zonen entweder völlig ihres Wachsthums beraubt waren oder, bei schwächerer Verletzung — nämlich wenn nur kleine Stücke des Stengelendes abgetragen wurden — geschwächt wuchsen. —

Indem ich nun diese meine Versuchsergebnisse mit Darwin's Beobachtungen vergleiche, so zeigt sich wohl Uebereinstimmung in den Resultaten; allein es ergibt sich sofort, dass seine Experimente unvollständig waren und zu jenen Schlüssen nicht berechtigten, die er daraus gezogen. Wenn nämlich Keimlinge so stark verletzt werden, als Darwin dies mit seinen Kohlkeimlingen that, so verlieren sie ihre Wachsthumsfähigkeit und damit die Eignung zu heliotropischer Krümmung oder werden doch so sehr in beiderlei Beziehung geschwächt, dass sich aus den mit solchen decapitirten Pflänzchen gewonnenen Resultaten keinerlei Schluss auf die normalen ziehen lässt.

Wenn also Darwin sagt, dass die unteren Theile von Keimlingen, obgleich wachsthumsfähig, doch nicht heliotropisch sind, weil sie sich nach Entfernung des Stengelendes dem einseitigen Lichte nicht zuneigen, so ist dieser Schluss nicht berechtigt, weil die den stehen gebliebenen Theilen der

geköpften Stengel entsprechenden Partien der ungeköpft gelassenen Keimlinge zum Theile noch wachsthumsfähig und heliotropisch sind. —

Andere vorläufige Versuche Darwin's, in welchen, um den Zutritt des Lichtes zu einzelnen Theilen der Keimlinge zu hindern, diese Partien mit Tusche überstrichen wurden, und die Resultate lieferten, welche der Auffassung des Autors günstig waren, will ich ganz unbesprochen lassen, weil auch diese Art der Versuchsanstellung zu roh ist, um irgend welche sichere Schlussfolge zu erlauben. —

Eine weitere Versuchsreihe, welcher Darwin ausdrücklich Beweiskraft zuschreibt, wurde in folgender Weise ausgeführt[1]. Junge Kohlkeimlinge krümmen sich bei einseitiger Beleuchtung bis auf den Grund der Lichtquelle zu. Es hat also den Anschein, als würde der Keimstengel (Hypocotyl) bis auf den Grund heliotropisch sein. Wenn man aber die obere Hälfte der Hypocotyle junger Keimlinge mit Goldschlägerhäutchen umwickelt und dieses dann mit einer dicken Tuschschichte überstreicht, dass kein Licht zu den Stengeln gelangen kann, so krümmen sie sich nicht dem Lichte zu. Das Goldschlägerhäutchen als solches hat auf den Versuch gar keinen Einfluss, denn wenn man die oberen Stengelhälften von Kohlkeimlingen in Goldschlägerhäutchen einhüllt, so krümmen sich die Pflänzchen so wie unbedeckte dem Lichte zu. Darwin zieht aus diesem Versuche den Schluss, dass es die oberen Hälften der Hypocotyle sind, welche direct vom Lichte afficirt werden und dass der hier eingeleitete Heliotropismus sich auf die unteren Hälften übertrage. Diese sind nämlich nach seiner Auffassung gar nicht heliotropisch, da Pflänzchen, deren untere Hypocotylhälften im Lichte stehen, während die oberen gegen Beleuchtung geschützt sind, gar nicht heliotropisch werden.

Folgender Versuch[2] sollte beweisen, dass in der nicht heliotropischen Partie des Hypocotyles von *Brassica oleracea*

[1] S. 409 (Orig. p. 479).
[2] S. 411 (Orig. p. 481).

durch Fortleitung des Lichtreizes entstehende heliotropische Bewegung mit beträchtlicher Kraft erfolge. Keimfähige Kohlsamen wurden mit einer beiläufig einen Viertel Zoll hohen Schichte eines sehr feinkörnigen Sandes bedeckt, welcher in einer Schichte von 0·1 Zoll sowohl im trockenen als befeuchteten Zustande für Licht undurchlässig war. Als die Hypocotyle eine Höhe von 0.4—0·55 Zoll erreicht hatten, wurden sie am Grunde noch dicht mit Sand umgeben und dann der Wirkung einer Paraffinlampe durch 9 Stunden ausgesetzt. Alle Stengelchen krümmten sich gegen das Licht und die im Sande befindlichen Theile neigten sich gleichfalls so stark vor, dass an der vom Lichte abgewendeten Seite Klüfte im Sande erschienen, welche etwa 0·01 Zoll weit waren. Die im Sande befindlichen Theile krümmten sich gegen das Licht zu und zwar in einer Tiefe von 0·1—0·5 Zoll. Diese im Sande erfolgte Krümmung wird gleichfalls einem Einflusse zugeschrieben, welcher von dem oberen beleuchteten Theile nach abwärts geleitet worden war.

Aehnliche Versuche wurden mit Keimlingen von *Beta vulgaris* angestellt, deren Hypocotyle entweder mit geschwärztem Goldschlägerhäutchen oder mit Staniolplättchen überdeckt waren. Andere blieben unbedeckt. Der Erfolg war im Ganzen der gleiche, wie bei den früheren Versuchen. —

Aus diesen Versuchen ist allerdings der starke Heliotropismus der oberen Hälfte des Hypocotyls zu entnehmen. Dies steht auch nach anderen Beobachtungen vollkommen fest. Denn das Längenwachsthum ist in der obern Hälfte ungleich stärker als in der untern. Es wurde aber oben dargelegt, dass die Zone stärkster heliotropischer Krümmung nahezu in jenen Stengeltheil fällt, welcher am stärksten wächst. Aus den Versuchen geht ferner mit Sicherheit hervor, dass die untere Hälfte der Hypocotyle durch directen Lichteinfluss gegen die Lichtquelle hin nicht gebeugt worden sein konnte. So weit lässt sich also gegen die Versuche nichts einwenden. Nun wird aber weiter aus den Versuchen der Schluss gezogen, dass der in der oberen Hälfte des Hypocotyls erzeugte Heliotropismus sich nach abwärts fortpflanze, denn

— und dies bildet die einzige Stütze des Beweises — der untere Theil krümmt sich im gleichen Sinne wie der obere, ob ersterer dem Lichteinflusse ausgesetzt ist oder nicht, wenn nur das über ihm stehende, direct heliotropisch krümmungsfähige Stengelstück sich gegen das Licht wendet.

Gegen die Deutung des Experimentes lässt sich Folgendes einwenden. Beachtet man die grosse Biegungsfähigkeit und die geringe Biegungselasticität dieser jungen zarten Stengelchen, so muss man es für sehr wahrscheinlich halten, dass die durch den Heliotropismus erzeugte Biegung des Organs sich auch auf die nächst benachbarte Partie des Stengels übertragen wird. Aber auch die vorgebogene Last des gekrümmten Theiles wird höchst wahrscheinlich auf den darunterliegenden Stengeltheil einen Einfluss ausüben. Die Biegung, welche Folge der Belastung sein würde, wäre gewiss nur eine geringe. Nun müsste aber diese Last die Schattenseite dehnen und die Lichtseite drücken. Dies aber würde ein ungleichseitiges Wachsthum (Zugwachsthum) hervorrufen, welches in diesem Falle zu einer der heliotropischen Krümmung gleichsinnigen Biegung des Stengels führen müsste.

Ich will nun gleich einen Versuch mittheilen, welcher zeigt, dass unter den in den Darwin'schen Versuchen herrschenden Bedingungen „Zugwachsthum" stattfindet. Ich werde diesen Versuch so ausführlich beschreiben, dass er in allen seinen Einzelnheiten leicht nachgeahmt werden kann, um so Jedem Gelegenheit zu geben, sich von den Thatsachen, auf die ich mich berufe, selbst zu überzeugen. Diese Thatsachen sind aber in unserer Frage von der grössten Bedeutung, weil sie in der klarsten und unzweideutigsten Weise zeigen werden, dass heliotropische Bewegungen auf Organtheile, die selbst nicht heliotropisch sind, nicht fortgepflanzt werden können.

Das zunächst mitzutheilende Experiment habe ich schon vor einigen Jahren gemacht und im ersten Theil meiner Monographie des Heliotropismus veröffentlicht[1]), aber

[1]) l. c p. 196—197.

in einer ganz andern Absicht. Es sollte nämlich die (einseitige) Wirkung der Schwerkraft während des heliotropischen Versuches ausgeschlossen werden, um den alleinigen Einfluss des Lichtes auf die Krümmung des Stengels kennen zu lernen. Nichtsdestoweniger leistet dieser Versuch, wie sich gleich zeigen wird, auch in unserer Frage ausgezeichnete Dienste; ja ich glaube, es hätte für unseren Zweck kein besserer Versuch erdacht werden können.

Kressekeimlinge, welche eine Höhe von 2·5 Centimeter hatten und die im obern Drittel sehr stark in die Länge wuchsen, in dem unteren aber ein schwächeres, jedoch noch nachweisliches Längenwachsthum darboten, wurden auf einem Rotationsapparat, der in einer Stunde eine Umdrehung machte, um eine horizontale Axe so rotiren gelassen, dass stets nur eine und dieselbe Seite der Stengel beleuchtet wurde.

Man denke sich eine grosse starke Schiffsuhr mit verticalem Zifferblatte und an Stelle des Minutenzeigers an der horizontal stehenden Axe desselben eine verticale Metallplatte angebracht, an welcher in radialer Richtung vier Metallhülsen zur Aufnahme kleiner cylindrischer Gefässe sich befinden. Diese Gefässe wurden mit Erde gefüllt und darin die Kressesamen zur Keimung gebracht. Nachdem die Keimlinge die gewünschte Höhe erreicht hatten, wurden sie in die Metallhülsen gebracht und das Uhrwerk in Gang gesetzt. Der Apparat kam in ein völlig verdunkeltes, für die heliotropischen Versuche besonders adaptirtes Gemach, in die Dunkelkammer[1]), und wurde vor der Normalflamme (Gasflamme von constanter Leuchtkraft = 6·5 Normalkerzen) so aufgestellt, dass diese dem Zifferblatt — welches indess selbstverständlich mit mattschwarzem Anstrich wie die übrigen Theile der Uhr versehen war — genau gegenüber stand. Jeder Keimling bewegte sich also so wie der Zeiger einer vertical gehaltenen

[1]) Eine genaue Beschreibung meiner Dunkelkammer, in welcher alle störenden Lichtreflexe ausgeschlossen sind, befindet sich im ersten Theil der Monographie des Heliotropismus, p. 175.

wächst, so lässt sich dessen Wachsthumsgeschwindigkeit als das gesuchte Mass benützen, und die Frage stellt sich nun so: wächst die Unterseite eines horizontalen, negativ geotropischen Organs stärker als dasselbe Organ unter sonst gleichen Verhältnissen wachsen würde, wenn es aufrecht stände, oder bleibt nicht die Oberseite des horizontal liegenden Organs vergleichsweise im Längenwachsthum zurück? Und zeigen nicht die positiv geotropischen Organe das genaue umgekehrte Verhalten?

Dass das Wachsthum geotropisch sich krümmender Organe an der convexen Seite im Vergleiche zur concaven abweicht, ist zweifellos, die gestellten Fragen mithin berechtigt.

In jüngster Zeit haben F. Elfing[1]) und Frank Schwarz[2]) einige Versuchsreihen angestellt, welche, wie ich glaube, die gestellte Frage lösen. Die beiden genannten Forscher fanden nämlich, und zwar unabhängig von einander, dass, wenn man das Längenwachsthum eines aufrecht sich entwickelnden Organs vergleicht mit dem Längenwachsthum desselben Organs, wenn es um eine horizontale Axe langsam rotirt, man gleiche Werthe erhält. Sie haben daraus den Schluss gezogen, „dass die Schwerkraft das Längenwachsthum geotropischer Organe nicht im Mindesten beeinflusst" [3]). Ich glaube, dass die Versuche anders zu deuten sind. Denke ich mir einen Stengel horizontal wachsend, so streckt sich die Unterseite stärker als die Oberseite. Darüber kann kein Zweifel sein. Lasse ich nun den Stengel bei horizontaler Lage sich um seine horizontale Axe drehen, so gelangt die unterste Stengelkante nach einiger Zeit an die Stelle der obersten; bei der Umkehrung wird die früher geförderte Seite durch die Schwerkraft im Wachsthum gehemmt, die früher gehemmte gefördert. Wenn ich nun

---

[1]) Beiträge zur Kenntniss der physiologischen Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen. Act. Soc. Scient. Fenn. T. XII., 1880.

[2]) S. botan. Zeitung 1881, p. 176 ff.

[3]) S. botan. Zeitung p. 176.

gar keine heliotropische, sondern kommt durch die continuirliche Belastung, mit welcher das heliotropisch vorgeneigte Stengelende auf das untere Stengelende wirkt, zu Stande, ist aber gleich der heliotropischen Krümmung eine Wachsthumserscheinung, welche durch den Zug, der auf die Schattenseite und durch den Druck, der auf die Lichtseite ausgeübt wird, inducirt wird. Es ist selbstverständlich, dass an den rotirenden Keimlingen diese einseitige Zug- und Druckwirkung durch das heliotropisch vorgeneigte Stengelende gar nicht ausgeübt werden konnte, da jeder einseitige Zug bei der um 180° veränderten Stellung in einseitigen Druck umgewandelt wird" [1]).

Ich muss noch hinzufügen, dass die heliotropische Krümmung der rotirenden Keimlinge in einer auf der Rotationsebene senkrechten Richtung erfolgte. Daraus geht aber hervor, dass das obere Stengelende durch das Licht gezwungen wurde, sich in eine auf die Rotationsebene senkrechte Richtung zu stellen. Man sieht also, dass der an sich heliotropisch krümmungsfähige Theil dem Lichte auf das Vollkommenste folgte, da er sich mit seinem Ende in die Richtung der Lichtstrahlen stellte. Weiter kann aber eine heliotropische Bewegung nicht gehen.

Nun entsteht aber sofort die Frage, warum blieb der untere Theil des Stengels der rotirenden Keimlinge gerade, wenn, wie Darwin behauptet, der heliotropische Reiz sich von dem direct heliotropischen oberen Ende nach dem unteren fortpflanzen soll? Wäre Darwin's Schluss richtig, so hätte sich auch der untere Theil der in Rotation befindlichen Stengel krümmen müssen.

Der Versuch zeigt auch auf das Eindringlichste, dass die unteren Hälften der Keimstengel gar nicht heliotropisch sind, denn sie krümmten sich nicht gegen das Licht, obgleich sie fortwährend und, da die Pflänzchen im Op-

[1]) a a O. S. 197.

timum der Lichtstärke sich befanden, stets in der **günstigsten** Weise beleuchtet waren.

Ich bemerke noch, und es stand dies von vorneherein zu erwarten, dass die Kohlkeimlinge kein anderes Verhalten als die ebenerwähnten Kressekeimlinge zeigten, wenn sie um horizontale Axe bei einseitigem Lichte rotirten. Ich habe die Versuche mit verschieden hohen Keimlingen gemacht. Hatten die Stengelchen blos eine Höhe von 1—1·5 Centimeter, so krümmten sie sich bei der Rotation bis auf den Grund oder bis zu zwei Dritteln hinab; waren sie 2 bis 4 Centimeter hoch, so krümmte sich der obere Theil bis zur Hälfte oder bis zu einem Drittel. Er krümmte sich ebenso viel vom Stengel, als direct heliotropisch ist und was nicht direct heliotropisch ist, erfährt bei dieser Versuchsanstellung keinerlei Krümmung. Dass ganz junge Keimlinge auch beim Rotationsversuch sich bis auf den Grund zum Lichte beugen, beweist gleichfalls, dass die gerade Richtung der älteren keine durch die Rotation erzielte Zwangsrichtung ist. — Aehnliche Versuche habe ich noch mit zahlreichen anderen Keimlingen angestellt, wobei ich stets mit den schon angeführten übereinstimmende Ergebnisse erhielt.

Aus diesen Versuchen geht zunächst auf das Bestimmteste hervor, dass die Angabe Darwin's, der Heliotropismus übertrage sich als Reiz auf benachbarte nicht heliotropische Organtheile, nicht richtig ist, da sich diese Angabe auf unvollkommene Versuche stützt. Was Darwin als eine Reizübertragung deutete, ist ein durch den heliotropisch vorgeneigten oberen Theil des Organs hervorgerufenes Belastungsphänomen, welches Zugwachsthum einleitete.

Ich werde nun den Beweis erbringen, dass auch heliotropisch krümmungsfähige Theile sich nicht heliotropisch krümmen, wenn sie nicht direct beleuchtet werden, auch wenn ein gleichfalls heliotropischer benachbarter Theil beleuchtet wird, mit anderen Worten, dass der Heliotropismus

sich nicht wie ein Reiz auf andere heliotropische Theile fortpflanzt.

Es ist nicht leicht, diesen Nachweis mit Sicherheit zu führen, da ein heliotropischer Pflanzentheil bei seiner Krümmung den benachbarten nothwendigerweise etwas mitkrümmen muss. Doch habe ich einige Versuche ersonnen, welche in genügender Weise das wahre Verhalten darlegen.

Ich liess Kohlkeimlinge in der oben angegebenen Weise von der Normalflamme rotiren, wählte aber zum Versuche absichtlich solche Keimlinge aus, welche bis auf den Grund noch heliotropisch krümmungsfähig waren. Sie hatten eine Höhe von 1 Centimeter. Es wurden, wie immer, alle vier Cylinder eines Rotationsapparates mit Pflänzchen versehen. Die Pflänzchen zweier Cylinder liess ich wie bei dem obigen Versuche im vollen Lichte rotiren. Vor die Pflänzchen der zwei anderen Cylinder steckte ich kleine mattschwarze Metallplättchen und zwar so auf, dass die obere Hälfte der Hypocotyle voll beleuchtet war, die untere im Dunkeln sich befand, aber doch noch Raum zur freien Bewegung hatte. Um etwaiges seitliches Licht abzuhalten, brachte ich auch seitwärts die schwarzen Plättchen an. Nach $1^1/_2$ Stunden waren die frei beleuchteten Keimlinge bis auf den Grund gegen die Lichtquelle hingekrümmt, die halb verdunkelten standen im unteren Theile aufrecht, während der obere gegen die Flamme hin gerichtet war. Der Versuch wurde mit Kresse wiederholt und gab genau dasselbe Resultat.

Der Versuch wurde auch in der Weise abgeändert, dass die Glascylinder, in welchen die Keimlinge zur Entwickelung gebracht wurden, nicht wie sonst bis an den Rand mit Erde gefüllt wurden, sondern eine Strecke von 3 bis 4 Millimeter freigelassen und aussen mit undurchsichtigem schwarzen Papier, innen mit schwarzer Farbe überzogen wurden, so zwar, dass die Keimlinge, welche aus dem Boden heraus kamen, anfänglich nicht beleuchtet waren.

Vergegenwärtigt man sich die Lage der Gefässe — ihre Axen stehen in einer auf den Lichteinfall senkrechten

ausfallen wird, je mehr sie sich der horizontalen, und desto geringer, je mehr sie sich der verticalen Richtung nähern, und dies folgt auch aus der schon oben angestellten Betrachtung über das Längenwachsthum aufrechter und horizontaler, um eine horizontale Axe rotirender Sprosse. Die Beziehung der Neigung der Sprosse zu dem Grade der geotropischen Krümmungen ist am eingehendsten von Sachs[1]) studirt worden, welcher zeigte, dass schwach geotropische Stengel sich gar nicht mehr aufzurichten vermögen, wenn der Winkel, den der Stengel mit der Verticalen einschliesst, eine bestimmte Grösse erreicht.

IV. Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus.

Von grosser Wichtigkeit für das Verständniss der natürlichen Lage des Pflanzenorgans ist die gleichzeitige Reactionsfähigkeit derselben gegen Licht und Schwere. Fast alle oberirdischen Organe nehmen Lagen an, welche durch gleichzeitige Wirksamkeit von Heliotropismus und Geotropismus hervorgerufen werden.

Den einfachsten Fall bieten die Stengel dar, welche, wie zuerst H. v. Mohl beobachtete und später Hermann Müller-Thurgau[2]) genauer darlegte, gleichzeitig dem Lichte und der Schwerkraft folgen. Der letztgenannte Beobachter hat die wichtige Auffindung gemacht, dass aufrechte Stengel, wenn sie dem Lichte folgen, eine negativ geotropische Gegenkrümmung erfahren und sich so eine Mittellage zwischen der heliotropischen und der geotropischen Richtung des Organs einstellt. Es steht dies mit unseren anderweitigen Erfahrungen über Licht- und Schwerkraftwirkung in vollem Einklange und ist auch leicht zu begreifen. Man denke sich einen vollkommen aufrechten Stengel, der, was ja die Regel bildet, positiv heliotropisch und negativ geotropisch ist.

---

[1]) Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile in „Arbeiten des botan. Institutes zu Würzburg", Bd. II (1879), p. 265.

[2]) Flora, 1876, p. 94.

Stengelende konnte hier selbstverständlich nicht als Last wirken und ein Zugwachsthum hervorbringen. Einige von den Pflänzchen wurden ihrer ganzen Länge nach beleuchtet, andere aber nur so weit, dass das nach unten gekehrte Stengelende etwa 7—8 Millimeter weit im Lichte, sonst aber im Dunkeln stand. Die Verdunkelung erfolgte durch mattschwarze Schirme, welche vor die Pflänzchen in den Boden der — selbstverständlich umgewendeten — Töpfchen gesteckt wurden. Die Lichtreflexe in der Dunkelkammer waren allerdings sehr schwach; zur Vorsorge stellte ich indess auch hinter und zu den Flanken der Keimstengel die dunklen Schirme auf, so dass die unteren Stengeltheile in voller Finsterniss sich befanden. Die halb verdunkelten Stengel krümmten sich immer knapp unter der beschatteten Partie, und zwar fast winkelig der Lichtquelle zu, während die voll beleuchteten in flacherem Bogen und an einer Stelle, welche tiefer als die Krümmungsstelle der halbverdunkelten lag, sich dem Lichte zuneigten. Durch vorher an den Stengeln angebrachte Tuschmarken konnte ich mich überzeugen, in welcher Region der Stengel noch starkes Wachsthum herrscht und dem entsprechend Heliotropismus zu gewärtigen war, und so konnte ich den halbverdunkelten Pflänzchen eine für den Versuch passende Aufstellung geben. Die Stengel der halbverdunkelten Keimlinge krümmten sich stets in einer Region, welche noch stark wachsthumsfähig, also auch direct heliotropisch krümmungsfähig ist; stets aber nur in einer direct beleuchteten Zone.

Folgende Versuchsweise ist ihrer Einfachheit halber höchst empfehlenswerth. Man lässt Wickenkeimlinge vor der Normalflamme sich entwickeln. Stehen die Keimlinge anfänglich der Flamme genau gegenüber, so wachsen sie in genau horizontaler Richtung dem Lichte entgegen. Bringt man diese Keimlinge in schwaches — horizontal einfallendes — Tageslicht, wobei ihre heliotropische Empfindlichkeit sich bedeutend steigert, und stellt sie dann wieder vor die Normalflamme, aber so auf, dass die Keimstengel horizontal, jedoch senkrecht zum Lichteinfall stehen, so kann man durch vor-

gestellte Schirme sich leicht überzeugen, dass nur jene Theile der Stengel, welche heliotropisch sind, und nur dann wenn sie direct beleuchtet werden, sich gegen das Licht hin krümmen. Stellt man solche Keimstengel so auf, dass die Schirme eben noch oder vollständig die Stengel bedecken, so tritt sofort heliotropische Krümmung ein, wenn die Stengel einige Millimeter vorgewachsen sind, also eine stärker wachsthumsfähige Zone in's Licht gekommen ist.

An halb etiolirten Laub- und Blüthenstengeln zahlreicher krautiger Pflanzen (sehr schön bei *Saxifraga sarmentosa* und *Peperomia trichocarpa*) fand ich, dass wenn dieselben der ganzen Länge nach beleuchtet sind, sie sich im flachen Bogen gegen das Licht biegen, wenn aber die untere Partie verdunkelt wird, dieselbe fast ganz aufrecht bleibt. Aber auf diese auf den ersten Blick sehr bestechenden Versuche lege ich kein grosses Gewicht, weil in der unteren aufrechten Partie der negative Geotropismus in Folge Ausschluss des Lichtes stärker zur Geltung kommt, als dies bei der correspondirenden Stelle der voll beleuchteten Individuen der Fall ist, also kein strenger Vergleich möglich ist. Die sich einstellende schwache Krümmung in der oberen Hälfte des verdunkelten Stengeltheils wird man aber nach den oben mitgetheilten Thatsachen nicht auf eine Reizfortpflanzung des Heliotropismus zurückführen dürfen, sondern als Belastungsphänomen zu deuten haben.

Auch aus den ohne Zuhilfenahme der Rotationsapparate vorgenommenen Experimenten ergiebt sich, dass das Licht nur an direct beleuchteten Organen und Organtheilen Heliotropismus hervorruft, und dass mithin Darwin's Angabe, die Wirkung des Lichtes pflanze sich als Reiz auch auf im Dunkeln befindliche Pflanzentheile fort, nicht einmal für heliotropisch krümmungsfähige Organe und Organtheile aufrecht erhalten werden kann.

Die oben mitgetheilte Beobachtung Darwin's, dass im feuchten Sande cultivirte, von einer Seite her beleuchtete

Keimlinge trotz des Widerstandes hinter sich im Substrate eine kleine Lücke zurücklassen, fällt gegenüber den hier mitgetheilten Versuchsergebnissen für Darwin's Auffassung nicht in die Wagschale und beweist nur, dass die durch Heliotropismus und namentlich die durch das Zugwachsthum veranlasste Bewegung sich mit einer gewissen Kraft vollzieht, welche ausreicht, die genannte mechanische Arbeit zu leisten.

Ich wiederholte die Versuche mit *Phalaris* und *Brassica oleracea* und fand bei Cultur in feinem Sande die von Darwin beschriebene Furche. Die Kraft, mit der die Stengel das Substrat von sich wegschieben, ist aber gewiss nur eine geringe, denn es bleibt, wie ich finde, selbst bei Anwendung von Sand, nicht selten die Furchenbildung aus. Lässt man aber die Samen in fein geschlämmtem Thon wachsen, so erzeugt kein einziger Keimling bei einseitiger Beleuchtung eine Furche in dem vom Lichte abgewendeten Substrate. —

Lichtintensität und Heliotropismus. Ich komme nun zu einer andern, von Darwin mehrfach ausgesprochenen Ansicht. Helles Licht soll stärkeren Heliotropismus als schwächeres hervorrufen. Diese schon von früheren Autoren (z. B. von Herm. Müller-Thurgau) geäusserte Aussage ist nur bedingt richtig. Sie ist ebenso bedingt richtig, wie die gegentheilige, von dem französischen Botaniker Payer herrührende, dass die Stärke der heliotropischen Krümmung mit der Abnahme des Heliotropismus wachse.

Ich habe mich mit dieser Frage eingehend beschäftigt und bin sowohl auf inductivem als deductivem Wege zu dem Resultate gekommen, dass mit abnehmender Lichtintensität die heliotropischen Effecte sich graduell bis zu einem Maximum steigern, dann wieder abnehmen und schliesslich bei einer Helligkeit, auf welche die Pflanze nicht mehr reagirt, den Werth Null erreichen. Ich habe diese Beziehungen in aller Kürze bereits oben (S. 47) erläutert.

Die Ansicht Darwin's, dass starkes Licht starke, schwaches Licht schwache heliotropische Krümmungen hervorrufe, ist unvollständig und gilt gerade nicht für sehr empfindliche Organe,

denn diese verhalten sich eben in sehr starkem und sehr schwachem Lichte gleich; wohl aber gilt der Satz annähernd für wenig empfindliche Organe. —

Darwin findet[1]), dass die Stärke der heliotropischen Krümmung nicht im Verhältnisse zur dargebotenen Lichtmenge wirke, und schliesst daraus, dass das Licht hier als Reiz sich geltend mache, indem es Erscheinungen hervorrufe, die sich mit jenen am besten vergleichen lassen, welche äussere Einflüsse auf das Nervensystem der Thiere ausüben.

Darwin's Ansicht lässt sich, indem man ihr eine präcisere Fassung giebt, auf folgende zwei Punkte zurückführen: 1) die Intensität des Lichtes ist der Grösse des heliotropischen Effectes nicht proportional, mithin ist der Heliotropismus eine Reizerscheinung. 2) Die Dauer der Lichtwirkung ist diesem Effecte nicht proportional, mithin ist der Heliotropismus eine Reizerscheinung.

Fassen wir den ersten Punkt in's Auge. Dass der in diesem Satze enthaltene Schluss nicht berechtigt ist, geht schon aus der mitgetheilten Relation zwischen Lichtstärke und Heliotropismus hervor. Der heliotropische Effect ist thatsächlich der Lichtstärke nicht proportional, aber aus einem sehr einfachen Grunde: weil nämlich die auf Licht- und Schattenseite des Organs herrschenden, das ungleichseiseitige, zum Heliotropismus führende Wachsthum bedingenden Lichtunterschiede den jeweiligen Lichtintensitäten nicht proportional sind. So erklärt sich das Factum in einfacher physikalischer Weise. Der Vergleich mit den Reizungserscheinungen der Nerven ist deshalb nicht passend.

Aber auch der zweite Satz enthält keine sichere Schlussfolge. Die Thatsache, dass die Lichtdauer dem heliotropischen Effecte nicht proportional ist, ist in einem gewissen Sinne richtig. Es geht dies aus der von mir aufgefundenen, oben (S. 53) kurz skizzirten Erscheinung der photomechani-

[1]) S. 393 (Orig. p. 461) und S. 416—417 (Orig. p. 487).

schen Induction hervor. Wenn ich einen Keimling nur so lange beleuchte, bis Heliotropismus inducirt ist und ihn hierauf in's Dunkle stelle, so fängt er an sich zu krümmen, als wirkte das Licht noch weiter auf ihn ein und er nimmt nach einiger Zeit im Finstern eine Krümmung an, die er bei constant gebliebener Beleuchtung auch gezeigt hätte. Aehnliches ergaben auch die von mir oben mitgetheilten Versuche mit intermittirender Beleuchtung. Es lässt sich bei Kresse- und Wickenkeimstengeln in einer bestimmten Zeit der gleiche heliotropische Effect erzielen, ob ich continuirlich oder in dem Rhythmus: eine Secunde Licht, zwei Secunden Dunkel beleuchte. Es giebt aber in dem einen, wie in dem andern Falle ein Lichtminimum, dem eine bestimmte heliotropische Krümmung dennoch proportional ist.

Die in dem genannten Versuche hervortretenden Nachwirkungserscheinungen können uns leicht verleiten, eine Analogie zwischen heliotropischen Bewegungen und Erscheinungen der Nervenreizung anzunehmen, was auch Darwin gethan hat.

Aber nicht nur die Nachwirkungserscheinungen, die ganze auf den ersten Blick so räthselhafte photomechanische Induction lässt sich als ein physikalischer Process auffassen, in welchem der Effect sich als eine Function von Licht und Zeit darstellt. Die Entstehung des Chlorophylls, also eines chemischen Individuums, erfolgt, wie ich zuerst[1]) und später nach anderer Methode in meinem Laboratorium die Herren Dr. Mikosch und Dr. Stöhr[2]) gezeigt haben, in der gleichen Weise; auch dieser Process ist von Licht und Zeit abhängig, auch hier zeigt sich eine Nachwirkung des Lichts. Hier wird man schon weniger geneigt sein, eine Analogie mit der Wirkung des Lichtes auf den Sehnerv anzunehmen. Aber es giebt, wie die fundamentalen Untersuchungen von Bunsen und Roscoe[3]) über die photochemische Induction ge-

[1]) Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze, Wien 1877, S. 87 ff.

[2]) a. a. O.

[3]) Poggend. Ann. Bd. X (1857), S. 481 ff.

Da nun unsere Beobachtungen mit denen von Ciesielski, Sachs und Darwin vielfach im Widerspruche sich befinden, so wird es sich empfehlen, sie näher zu beschreiben.

Wir arbeiteten mit Mais, Erbse, Saubohne (*Vicia Faba*) und Schminkbohne (*Phaseolus multiflorus*). Die Versuche wurden in zweierlei Weise ausgeführt. Entweder wurden die Keimlinge im absolut feuchten Raume oder in Sägespäne zur Entwicklung gebracht. In beiden Fällen stellte sich das gleiche Resultat heraus. Die intact gebliebenen Wurzeln wurden in allen Fällen länger, als die decapitirten. Da bei den im feuchten Raume angestellten Versuchen die Wurzeln horizontal gestellt wurden, so gab das Experiment zugleich Aufschluss über den Geotropismus der Wurzeln.

Die Keimlinge wurden auf Nadeln so aufgesteckt, dass die etwaige spontane Nutationskrümmung der Wurzeln (welche Darwin nach ihrem Entdecker die Sachs'sche Krümmung nennt) in eine Horizontalebene fiel, mithin eine Täuschung darüber, ob die Abwärtskrümmung der Wurzel auf Geotropismus oder spontaner Nutation zurückzuführen sei, gänzlich ausgeschlossen war. Die Keimlinge wurden stets in vollkommener Turgescenz erhalten, was dadurch bewerkstelligt wurde, dass ihre Cotylen, beziehungsweise ihr Endosperm in nasse Watte eingeschlagen waren und durch nasse Fliesspapierüberzüge, mit denen die Wände der Gefässe innen bedeckt waren und durch doppelten Verschluss der Gefässe dafür Sorge getragen wurde, dass die Pflänzchen sich fortwährend in absolut feuchtem Raume befanden. Die Würzelchen wuchsen ganz üppig, waren stets völlig turgescent und in normaler Weise mit Wurzelhaaren bedeckt.

Sowohl die intact erhaltenen, als die decapitirten Wurzeln wurden in Abständen von Millimeter zu Millimeter mit Tusche zart markirt und von Zeit zu Zeit gemessen.

Versuche mit Maiskeimlingen. In den nachfolgenden kleinen Tabellen bedeutet A anfängliche Länge der Wurzeln, Z_{24} Zuwachs nach 24, Z_{48} nach 48 Stunden, vom Beginn des Versuchs an gerechnet.

Thiere; es scheint mir, dass hierdurch die Sache eher schwieriger und dunkler gemacht wird. Hingegen dürfen wir erwarten, durch die — zunächst natürlich vielfach noch hypothetische — Zurückführung der Lebensfunction der Pflanze auf bestimmte mechanische Processe zu einer naturwissenschaftlichen Erkenntniss dieser Vorgänge vordringen zu können. Die Mechanik des Wachsthums ist, wie wir gesehen, noch weit davon entfernt, klar gelegt zu sein; allein wir kennen die Betheiligung einiger mechanischer Factoren — namentlich des Turgors — bei diesem Processe genau, und schon dies allein leistet in allen auf das Wachsthum der Pflanzentheile bezugnehmenden Fragen, wie Darwin's Buch selbst lehrt, die besten Dienste. —

Einfluss von Lichtcontrasten auf die heliotropischen Effecte. Ich habe nur mehr einen der oben (S. 59 unter 4.) präcisirten Sätze zu discutiren. Jeder heliotropisch krümmungsfähige Pflanzentheil soll für Lichtcontraste besonders empfindlich sein. Es ist nach dem Vorhergegangenen begreiflich, dass Darwin auch hierin eine Aehnlichkeit zwischen Pflanze und Thier erblickt und ein neues Argument dafür findet, dass der Heliotropismus eine Reizerscheinung ist.

Ich muss mir erlauben, hier eine Stelle aus Darwin's Werk wörtlich anzuführen[1]): „Ehe wir wussten, wie äusserst empfindlich die Cotyledonen von *Phalaris* gegen Licht sind, bemühten wir uns, ihre Circumnutation im Dunkeln mittelst eines kleinen Wachszünders zu verfolgen, welcher eine oder zwei Minuten lang bei jeder Beobachtung in nahezu der nämlichen Stellung ein wenig nach der linken Seite von der senkrechten Glasscheibe gehalten wurde, auf welcher die Aufzeichnung bewirkt wurde. In dieser Weise wurden die Sämlinge siebzehnmal im Verlaufe des Tages in Zwischenräumen von einer halben bis zu drei Viertelstunden beobachtet; und spät am Abende waren wir überrascht, als wir fanden, dass sämmtliche 29 Cotyledonen bedeutend gekrümmt

[1]) S. 390 (Orig. S. 457).

waren und nach der senkrechten Glasscheibe hin wiesen, ein wenig nach links, wo der Wachszünder gehalten worden war . . . . . Dass sie einem schwachen Lichte eine sehr kurze Zeit lang in den oben angegebenen Zwischenräumen ausgesetzt waren, reichte daher hin, gut ausgesprochenen Heliotropismus zu veranlassen. Ein analoger Fall wurde an den Hypocotylen von *Solanum lycopersicum* beobachtet. Wir schrieben dies Resultat anfangs den in jedem Falle eintretenden Nachwirkungen des Lichtes zu; seitdem wir aber Wiesner's Beobachtungen [1]) gelesen haben, auf welche wir im letzten Capitel uns beziehen werden, können wir nicht daran zweifeln, dass ein intermittirendes Licht wirksamer ist, als ein continuirliches, da Pflanzen in Bezug auf seine Stärke für jeden Contrast besonders empfindlich sind."

Dieser Darstellung zu Folge stützt Darwin seine Ansicht von der Contrastwirkung zum Theile auf seine, vorwiegend auf meine Versuchsergebnisse über die Wirkung intermittirenden Lichtes auf den Heliotropismus. Seine, gar nicht in der Absicht, die letztgenannte Beziehung festzustellen, unternommenen, jedenfalls sehr primitiven Versuche haben im Ganzen das gleiche Resultat wie meine Experimente ergeben: dass nämlich bei constanter Beleuchtung die Pflanze einen Lichtüberschuss erhält. Ob das intermittirende Licht, wie Darwin angiebt, einen grösseren heliotropischen Effect hervorruft als ein gleich lang wirksames constantes Licht, konnte aus seinen Versuchen gar nicht abgeleitet werden. Meine in strenger Weise durchgeführten Experimente konnten indess diese Frage entscheiden. Dieselben haben aber auf das Bestimmteste ergeben, dass intermittirendes Licht, selbst bei geringster Dauer der effectiven Lichtzeit innerhalb der Versuchsdauer, keinen grösseren heliotropischen Effect hervorbringt, als unter sonst gleichen Umständen die constante

[1]) Sitzungsber. der kais. Akad. der Wiss. zu Wien, math.-nat. Cl., Januar 1880, p. 12. Es ist dies eine vorläufige Mittheilung der in der „Monographie“ ausführlich mitgetheilten Untersuchungen. Die citirte Stelle enthält die oben (S. 52) in Kürze angegebenen Erfolge intermittirender Lichtwirkung auf den Heliotropismus.

Beleuchtung. Diese meine Versuche enthalten mithin nichts, was auf eine Contrastwirkung des Lichtes bei Hervorrufung des Heliotropismus deuten würde, sie lehren, wenn von der photomechanischen Induction abgesehen wird, weiter nichts, als dass die Pflanzentheile bei constanter Beleuchtung einen beim Zustandekommen der heliotropischen Bewegung nicht weiter wirksamen Lichtüberschuss erhalten. —

Auch aus anderen Angaben Darwin's ist zu ersehen, dass er an eine Contrastwirkung des Lichtes glaubt: Pflanzentheile, welche im Dunkeln verweilen, krümmen sich relativ rasch dem Lichte zu; aus dem Boden hervorkommende Keimlinge sind heliotropischer als die an das Licht gewöhnten Laubsprossen u. s. w. An der Richtigkeit dieser Thatsache ist nicht zu zweifeln. Es ist auch auf den starken (positiven) Heliotropismus etiolirter Pflanzentheile wiederholt aufmerksam gemacht worden. Aber alle diese Thatsachen lassen sich viel einfacher als durch Contrastwirkung des Lichtes, einfach durch die verstärkte Wachsthumsfähigkeit von im Finstern wachsenden Pflanzentheilen erklären. Je intensiver das Licht ist, desto mehr wird es die Wachsthumsfähigkeit eines Pflanzentheils herabsetzen und desto rascher muss es, bis zu einer bestimmten Grenze, bei einseitigem Einfalle, zur heliotropischen Bewegung führen.

Ich kann mich hier auf einen von mir bereits veröffentlichten Versuch [1]) berufen, welcher auf das Schlagendste beweist, dass von einem — der Contrastwirkung bei Nervenreizung vergleichbaren — Lichteinfluss beim Zustandekommen des Heliotropismus nicht die Rede sein kann. Ich habe nämlich gefunden, dass man heliotropisch sehr empfindliche Keimlinge noch empfindlicher machen kann, wenn man den Turgor der Zellen, der bis zu einer bestimmten Grenze ein Hinderniss für die Krümmung des Organs ist, etwas Weniges herabsetzt, entweder durch Eintauchung in schwachprocentige Salzlösungen, oder durch schwaches Welkenlassen, oder endlich durch allseitig gleichmässige Beleuchtung.

[1]) Monographie, 2. Theil, S. 8—9 (Sep.-Abdr.).

Unsere Versuche berechtigen zu folgenden Schlüssen:

1. Wurzeln, welche ihres Vegetationspunktes beraubt wurden, wachsen weniger in die Länge, als intact gebliebene unter den gleichen Vegetationsbedingungen.

2. Auch decapitirte Wurzeln können noch, und zwar noch vor Regeneration der Vegetationsspitze, geotropische Krümmungen annehmen, in dem Falle nämlich, als die Wachsthumsfähigkeit der Wurzel durch die Verletzung der Vegetationsspitze nur wenig herabgesetzt wurde.

3. Darwin's Ansicht, dass die Schwerkraft auf die Wurzelspitze als Reiz wirke, welcher in der geotropisch krümmungsfähigen Zone der Wurzel erst den Geotropismus veranlasse, kann mithin nicht richtig sein. Vielmehr muss angenommen werden, dass die Schwerkraft direct jene Zonen der Wurzeln, welche sich geotropisch krümmen, angreift.

4. Horizontal gelegene und ihrer Spitze beraubte Wurzeln krümmen sich früher abwärts als vertical zur Entwicklung gebrachte und erst nach der Decapitation horizontal gelegte. Dies ist eine Folge der geotropischen Nachwirkung. Jedenfalls spricht auch dieser Versuch nicht für Darwin's Ansicht.

Die Versuche mit Aetzung der Wurzelspitzen durch Höllenstein habe ich gleichfalls wiederholt; aber auch in den auf diese Weise erzielten Resultaten kann ich nichts erblicken, was Darwin's Ansicht zu gute käme. Ich fand, dass auch die Anätzung der Wurzelspitze, sowie jede andere Verletzung, das Längenwachsthum der Wurzel beeinträchtigt und hierdurch eine Verringerung oder gar Aufhebung der geotropischen Krümmungsfähigkeit bedingt wird.

Manche Einzelnheit in dem überaus reichen Beobachtungsmateriale, welches Darwin's Buch enthält, spricht schon für die hier vertretene Auffassung; allein solche abweichende

Viertes Capitel.

Geotropismus.

I. Begriffsbestimmung.

Zum Verständniss der in diesem Capitel zu discutirenden Fragen wird es sich empfehlen, die wichtigsten, den Geotropismus betreffenden Thatsachen in Kürze anzuführen.

Das Aufwärtswachsen der Stengel und das Abwärtswachsen der Wurzeln erfolgt unabhängig vom Lichte, doch nicht unabhängig von äusseren Kräften. Legt man einen wachsenden Stengel horizontal, so wächst er auch im Finstern im Bogen aufwärts, er krümmt sich empor in einer Zone, welche am stärksten wächst. Es geschieht dies aber nur insolange, als das Organ eine gegen die Verticale geneigte Lage hat, so lange also, als man an demselben eine Ober- und Unterseite entscheiden kann. Wende ich den horizontal aufgestellten Stengel in kurzen gleichen Zeiträumen um, oder lasse ich denselben um seine eigene, horizontal gelegene Axe sich bewegen oder um eine ausser seinem Bereiche gelegene Axe so drehen, dass sein natürliches Ende einen Kreis in verticaler Ebene beschreibt, so unterbleibt die Krümmung. Man sieht also, dass es eine im Sinne der Lothrechten wirkende äussere Kraft sein muss, welche das Aufwärtswachsen der Stengel hervorruft. Ein Gleiches lässt sich auch bezüglich des Abwärtswachsens der Wurzeln darthun.

Durch ein sinnreiches, schon zu Anfang dieses Jahrhunderts von dem genialen englischen Pflanzenphysiologen **Knight** zuerst angestelltes Experiment ist gezeigt worden, dass diese im Sinne der Lothrechten wirkende äussere Kraft keine andere als die Schwerkraft sein kann. Lässt man nämlich Pflanzen auf einem in horizontaler Ebene rotirenden Centrifugalapparate so vegetiren, dass die wachsenden Theile sich frei nach jeder Richtung hin bewegen können, so bemerkt man, dass Stengel und Wurzel sowohl dem Zuge der Fliehkraft als der Schwere folgen, nämlich desto mehr sich der horizontalen Richtung nähern, je grösser die Fliehkraft ist, und desto mehr der normalen verticalen Stellung, je langsamer die Rotation von Statten geht. Die Organe nehmen also eine der Resultirenden von Fliehkraft und Schwerkraft entsprechende Lage ein.

Aber noch mehr. Bei diesen Fliehkraftversuchen stellen sich die Wurzeln nach aussen, die Stengel nach innen, gegen die Rotationsaxe zu. Zum Verständnisse dieses Versuches sei daran erinnert, dass wenn man zwei Flüssigkeiten von verschiedenem specifischem Gewichte (z. B. Quecksilber und Wasser) der Fliehkraft aussetzt, die schwerere nach aussen getrieben wird. Es kann nach dem Rotationsversuch also nicht mehr daran gezweifelt werden, dass die Schwerkraft einen richtenden Einfluss auf das Längenwachsthum vieler Organe ausübt und dass sie es ist, welche die Stengel zur nach aufwärts-, die Wurzeln zu der nach abwärtsgekehrten Richtung zwingt. In welcher Weise die Gravitation in die Mechanik des Wachsthums eingreift, ist uns aber noch vollkommen dunkel. Das aber kann ausgesprochen werden, dass die Stengel bei geneigter oder horizontaler Lage unterseits vergleichsweise stärker wachsen als oberseits und hierdurch nach aufwärts gekrümmt werden, ferner dass geneigte oder horizontal gerichtete Wurzeln sich umgekehrt verhalten und in Folge dessen nach abwärts gekrümmt werden.

Dass die unter dem Einfluss der Schwerkraft stattfindende Krümmung nicht etwa auf passiver Dehnung, z. B. einfacher Turgorausdehnung der convex werdenden Seite, son-

dern auf Wachsthum beruht, constatirte ich durch die Thatsache, dass nur genau unter den Bedingungen des Längenwachsthums diese Krümmungen zu Stande kommen. Ein horizontal gestellter Stengel kann sich bei völligem Mangel an Sauerstoff nicht mehr aufwärts krümmen; er bewegt sich auch dann nicht nach aufwärts, wenn er unterhalb oder oberhalb der Wachsthumstemperatur in eine geneigte Lage gebracht wird u. s. w.

Unterschied zwischen positivem und negativem Geotropismus. Alle auf Schwerkraftswirkungen beruhenden, durch ungleichseitiges Längenwachsthum vollzogenen Lageänderungen und Orientirungen der Pflanzenorgane zur Verticalen werden nach Frank's Vorschlag [1]) unter den Begriff Geotropismus gebracht. Wie schon angedeutet, hat man zwei Formen dieser Erscheinung zu unterscheiden, nämlich das Streben der Organe, sich vertical aufrecht, und die Tendenz, sich vertical nach abwärts zu stellen. Nach Frank wird die erstere Form als negativer, die letztere als positiver Geotropismus bezeichnet. Die oberirdischen Stengel sind in der Regel negativ, die Bodenwurzeln, so weit die Beobachtungen reichen, durchaus positiv geotropisch. Die beiden genannten Ausdrücke haben sich vollständig eingebürgert. Darwin setzt nun, und zwar aus Gründen, die ihn bewogen, die correspondirenden Ausdrücke für die Formen des Heliotropismus zu ändern, statt positivem Geotropismus, kurweg das Wort Geotropismus, und statt des Terminus negativer Geotropismus das Wort Apogeotropismus [2]).

Nach Frank (l. c.) besteht noch eine dritte Art des Geotropismus. Es sollen nämlich unter dem Einflusse der Schwerkraft manche wachsende Pflanzentheile die Eignung haben, sich senkrecht auf die Schwerkraftswirkung, also hori-

---

[1]) Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Leipzig 1868.

[2]) Diese Namensänderung ist aber mit dem Uebelstande verbunden, dass der allgemeine Ausdruck für die in Rede stehende Erscheinungsgruppe verloren geht, weshalb die neue Terminologie wohl nicht acceptirt werden dürfte. Vgl. oben die Anmerkung auf S. 38.

blos beschreiben, nicht aber naturwissenschaftlich deuten. Ersteres führte er aber in sehr eingehender und für die Wissenschaft höchst nutzbringender Weise aus.

De Vries [1]) wies nach, dass ein Transversalheliotropismus als specifische Form der Bewegung der Organe zum Lichte nicht bestehe und dass die Querstellung der Blätter und anderer sich analog verhaltender Organe zum Lichte durch das Zusammenwirken mehrerer gleichzeitig sich vollziehender Wachsthums- und Belastungsphänomene zu Stande kommt. Schon früher hatte Dutrochet [2]) den negativen Geotropismus der Blätter entdeckt, und Hofmeister [3]) auf den Einfluss, den das Gewicht des Blattes auf seine Lage ausübt, ferner auf negativ heliotropische Erscheinungen wachsender Blätter hingewiesen, endlich Sachs [4]) mehrere Fälle von positivem Heliotropismus an Laubblättern bekannt gemacht. Diese Eignung der Blätter zu den verschiedensten, von äusseren Kräften hervorzurufenden Bewegungen konnten schon einen Fingerzeig geben, dass ein Transversalheliotropismus als solcher nicht besteht, dass vielmehr die zum Lichte quere Lage der Blätter eine von mehreren Kräften beherrschte Gleichgewichtslage bedeute.

De Vries erwarb sich das grosse Verdienst, auf Grund eingehender experimenteller Untersuchungen der Mechanik dieses merkwürdigen Vorganges nachgespürt zu haben. Er wies für zahlreiche Blätter den negativ geotropischen Charakter nach, fand manche derselben schwach positiv heliotropisch und constatirte die Epinastie der Blätter, d. i. die Eigenschaft derselben, unabhängig von äusseren Einflüssen an der Oberseite stärker als an der Unterseite zu wachsen, wodurch sie begreiflicherweise die Fähigkeit erlangen, sich mit ihrer Spitze vom Stamme wegbewegen zu können. Ganz

---

[1]) Ueber einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzentheile, in Sachs' Arbeiten des botan. Inst. I, p. 225.

[2]) Mém. pour servir à l'histoire anat. Vol. II, 53, 96 und 109.

[3]) Pflanzenzelle p. 293.

[4]) Experimentalphysiologie p. 41.

wächst, so lässt sich dessen Wachsthumsgeschwindigkeit als das gesuchte Mass benützen, und die Frage stellt sich nun so: wächst die Unterseite eines horizontalen, negativ geotropischen Organs stärker als dasselbe Organ unter sonst gleichen Verhältnissen wachsen würde, wenn es aufrecht stände, oder bleibt nicht die Oberseite des horizontal liegenden Organs vergleichsweise im Längenwachsthum zurück? Und zeigen nicht die positiv geotropischen Organe das genaue Verhalten?

Dass das Wachsthum geotropisch sich krümmender Organe an der convexen Seite im Vergleiche zur concaven abweicht, ist zweifellos, die gestellten Fragen mithin beumgekehrte Verrechtigt.

In jüngster Zeit haben F. Elfing[1]) und Frank Schwarz[2]) einige Versuchsreihen angestellt, welche, wie ich glaube, die gestellte Frage lösen. Die beiden genannten Forscher fanden nämlich, und zwar unabhängig von einander, dass, wenn man das Längenwachsthum eines aufrecht sich entwickelnden Organs vergleicht mit dem Längenwachsthum desselben Organs, wenn es um eine horizontale Axe langsam rotirt, man gleiche Werthe erhält. Sie haben daraus den Schluss gezogen, „dass die Schwerkraft das Längenwachsthum geotropischer Organe nicht im Mindesten beeinflusst“ [3]). Ich glaube, dass die Versuche anders zu deuten sind. Denke ich mir einen Stengel horizontal wachsend, so streckt sich die Unterseite stärker als die Oberseite. Darüber kann kein Zweifel sein. Lasse ich nun den Stengel bei horizontaler Lage sich um seine horizontale Axe drehen, so gelangt die unterste Stengelkante nach einiger Zeit an die Stelle der obersten; bei der Umkehrung wird die früher geförderte Seite durch die Schwerkraft im Wachsthum gehemmt, die früher gehemmte gefördert. Wenn ich nun

---

[1]) Beiträge zur Kenntniss der physiologischen Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen. Act. Soc. Scient. Fenn. T. XII., 1880.

[2]) S. botan. Zeitung 1881, p. 176 ff.

[3]) S. botan. Zeitung p. 176.

das Licht an. Ich finde in dieser Aussage einen Widerspruch. Epinastie ist eine spontane Nutationserscheinung. Wächst ein Blatt oder irgend ein anderes Organ an der Lichtseite stärker als an der Schattenseite, so ist die hierdurch erzielte Bewegung oder Krümmung als eine negativ heliotropische zu betrachten. De Vries hat nicht dargethan, warum die Epinastie des Blattes stille steht, wenn die Beleuchtungsverhältnisse für das Blatt die günstigsten geworden sind. In seiner Arbeit ist also die Hauptfrage, warum das Blatt bei einer bestimmten Richtung des einfallenden Lichtes eine fixe Lage annimmt, unbeantwortet geblieben.

Ich habe im zweiten Theil meiner Monographie des Heliotropismus [1]) den Versuch gemacht, diese Frage zu beantworten und überhaupt die Lichtlagen der Laubblätter in physiologischer und biologischer Beziehung einer möglichst vollständigen und gründlichen Erörterung zu unterziehen. Obwohl meine Arbeit einige Monate früher als Darwin's Werk erschienen ist, und ich mithin, die bisher eingehaltene historische Reihenfolge befolgend, die wichtigsten Ergebnisse meiner Untersuchungen an dieser Stelle vorführen sollte, so liegt es doch im Interesse einer einfachen Darstellung, Darwin's Versuchsergebnisse den meinigen voranzustellen. —

Darwin hat den Beobachtungen von De Vries gebührend Rechnung getragen; er giebt vollständig zu, dass Epinastie und negativer Geotropismus die Lichtlage der Blätter beeinflussen und räumt auch den durch das Gewicht der Blätter bedingten Belastungsverhältnissen eine grössere Rolle ein. Damit wird aber nach seinem Dafürhalten die Erscheinung nicht allseitig erklärt. Sehr treffend bemerkt er [2]): „In den Fällen, wo Sämlinge, deren Hypocotyle festgemacht waren, einem seitlichen Lichte ausgesetzt wurden, ist es unmöglich, dass Epinastie, Gewicht und Apogeotropismus (negativer Geotropismus) entweder in Gegenwirkung

---

[1]) p. 39 ff. (Sep.-Abdr.).
[2]) S. 375 (Orig. S. 440).

sten Wachsthumsbedingungen zieht, so erzielt man einen desto stärkeren Geotropismus, je günstiger die ersteren waren, also je intensiver das Wachsthum verläuft. Dass die durch die Ernährung bedingte Wachsthumsfähigkeit der Stämme den Grad des Geotropismus bestimmt, habe ich schon früher[1]) aus dem Verhalten der Adventivsprosse (der sog. Wassertriebe), welche aus abgeschnittenen Stämmen und Aesten sich entwickeln, abgeleitet. Das Aussehen solcher Triebe spricht schon für die günstigsten Ernährungsverhältnisse, ist aber auch ganz begreiflich, wenn man sich vergegenwärtigt, dass diesen Trieben plastische Nahrung im Ueberfluss geboten wird. Es sind ja die Reservestoffe, die in solchen Stämmen im Herbst sich angesammelt haben und die für Hunderte von Knospen bestimmt waren, die nunmehr einigen wenigen zu Gute kommen. Solche Adventivtriebe wetteifern in ihrem Aufrichtungsstreben mit dem Hauptsprossen. Hier sieht man deutlich die Abhängigkeit des Geotropismus von der Wachsthumsfähigkeit[2]).

---

[1]) Monographie, II. Theil, p. 31.

[2]) Ueber den Grad der geotropischen Krümmungsfähigkeit von Haupt- und Nebenwurzeln hat Darwin eine ganz andere, mit den Thatsachen in viel loserem Verbande stehende Erklärung gegeben, der ich nicht beistimmen kann. Er sagt hierüber (S. 475, Orig. p. 533): „Sachs hat gezeigt, dass, wenn die Spitze des primären Würzelchens abgeschnitten wird (und die Spitze wird gelegentlich im Naturzustande bei Sämlingen abgenagt werden), eines der secundären Würzelchen senkrecht abwärts wächst in einer Weise, welche dem Aufwärtswachsen eines Seitensprossen nach der Amputation des leitenden Sprossen analog ist. Wir haben bei den Würzelchen der Bohne gesehen, dass, wenn die primären Würzelchen einfach zusammengedrückt werden, anstatt abgeschnitten zu werden, so dass ein Ueberschuss an Saft in die secundären Würzelchen geleitet wird, ihr natürlicher Zustand gestört wird und sie abwärts wachsen. Andere analoge Thatsachen sind mitgetheilt worden. Da alles, was die Constitution stört, geneigt ist, zum Rückschlag zu führen, d. h. zur Wiederannahme eines früheren Charakters, so erscheint es wahrscheinlich, dass, wenn secundäre Würzelchen abwärts oder Seitensprossen aufwärts wachsen, sie zu der ursprünglichen Weise des Wachsthums zurückschlagen, welche den Würzelchen und Sprossen eigen-

Bei dieser Gelegenheit muss ich an Versuche zurück-erinnern, welche ich oben (S. 63) bei Besprechung des Einflusses der Wachsthumsfähigkeit der Organe auf deren heliotropische Krümmungsfähigkeit anführte. Ich zeigte dort, dass die Abtragung der Vegetationsspitze an dem Stengel eine tiefgehende Verletzung hervorruft, die zunächst in verminderter Wachsthumsfähigkeit, ja in dem Stillstande des Wachsthums selbst solcher Theile zum Ausdrucke kömmt, die unter normalen Verhältnissen noch lange rüstig weiter wachsen.

Es wurde dort betont, dass die verminderte Wachsthumsfähigkeit geschwächten Heliotropismus und verminderten Geotropismus zur Folge habe.

Auch die Wurzeln erfahren durch Abtragung der Spitze eine Herabsetzung ihrer Wachsthumsfähigkeit und damit ihrer geotropischen Krümmungsfähigkeit. Ueber diesen für die uns vorliegenden Fragen höchst wichtigen Gegenstand werde ich unten besonders und um so eingehender sprechen müssen, als meine diesbezüglichen Beobachtungen mit jenen meiner Vorgänger fast gar nicht übereinstimmen, und ich auf Grund meiner Wahrnehmungen werde den geotropischen Erscheinungen, welche die Wurzeln darbieten, eine Deutung geben müssen, die von der Darwin'schen völlig verschieden ist. —

Der Grad des Geotropismus hängt nicht nur von der Qualität des Sprosses oder der Wurzel, sondern auch von der Neigung des Organs gegen den Horizont ab. Es ist schon von vornherein wahrscheinlich, dass die Wirkung der Schwerkraft auf wachsende Pflanzentheile desto grösser

---

thümlich ist." Die Seitenwurzeln werden nach Zerquetschung der Hauptwurzel besser ernährt als vorher, aber nicht etwa durch die plastischen Stoffe des zerquetschten Organs, die dem Nebenorgan nicht mehr zu gute kommen, sondern von den Cotylen oder den grünen Blättern her. Es fliesst den intact gebliebenen Seitenwurzeln mehr plastische Nahrung zu, sie werden besser ernährt und sind wachsthumsfähiger und in Folge dessen geotropischer geworden. Die von Darwin gegebene Erklärung des verstärkten Wachsthums und Geotropismus von die Hauptwurzel substituirenden Nebenwurzeln als Rückschlagsphänomen, ist blos als die Aufstellung einer Analogie anzusehen.

ausfallen wird, je mehr sie sich der horizontalen, und desto geringer, je mehr sie sich der verticalen Richtung nähern, und dies folgt auch aus der schon oben angestellten Betrachtung über das Längenwachsthum aufrechter und horizontaler, um eine horizontale Axe rotirender Sprosse. Die Beziehung der Neigung der Sprosse zu dem Grade der geotropischen Krümmungen ist am eingehendsten von Sachs[1]) studirt worden, welcher zeigte, dass schwach geotropische Stengel sich gar nicht mehr aufzurichten vermögen, wenn der Winkel, den der Stengel mit der Verticalen einschliesst, eine bestimmte Grösse erreicht.

IV. Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus.

Von grosser Wichtigkeit für das Verständniss der natürlichen Lage des Pflanzenorgans ist die gleichzeitige Reactionsfähigkeit derselben gegen Licht und Schwere. Fast alle oberirdischen Organe nehmen Lagen an, welche durch gleichzeitige Wirksamkeit von Heliotropismus und Geotropismus hervorgerufen werden.

Den einfachsten Fall bieten die Stengel dar, welche, wie zuerst H. v. Mohl beobachtete und später Hermann Müller-Thurgau[2]) genauer darlegte, gleichzeitig dem Lichte und der Schwerkraft folgen. Der letztgenannte Beobachter hat die wichtige Auffindung gemacht, dass aufrechte Stengel, wenn sie dem Lichte folgen, eine negativ geotropische Gegenkrümmung erfahren und sich so eine Mittellage zwischen der heliotropischen und der geotropischen Richtung des Organs einstellt. Es steht dies mit unseren anderweitigen Erfahrungen über Licht- und Schwerkraftwirkung in vollem Einklange und ist auch leicht zu begreifen. Man denke sich einen vollkommen aufrechten Stengel, der, was ja die Regel bildet, positiv heliotropisch und negativ geotropisch ist.

---

[1]) Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile in „Arbeiten des botan. Institutes zu Würzburg", Bd. II (1879), p. 265.

[2]) Flora, 1876, p. 94.

In dieser Stellung steht der Spross unter allseits gleichmässigem Einfluss der Schwerkraft, im Finstern würde der Sprosse vertical weiter wachsen. Trifft nun einseitiges Licht diesen Stengel, so krümmte er sich dem Lichte zu. Abgleich wie die erste Ablenkung von der Verticalen eingetreten ist, kann man an ihm bereits Ober- und Unterseite unterscheiden; die letztere wächst in Folge negativen Geotropismus stärker als die erstere, und das Organ strebt wieder in die ursprüngliche Lage zurück. Natürlich unter der Voraussetzung, dass das Organ in hohem Grade geotropisch ist, und dass die Bedingungen für den Heliotropismus keine günstigen sind. Bei Laubstengeln fällt in der Regel die schliessliche Stellung zu Gunsten des Geotropismus, bei Keimstengeln zu Gunsten des Heliotropismus aus. Im Allgemeinen wirkt bei aufrechter Stellung des Stengels der Geotropismus dem Heliotropismus entgegen.

Ich habe nun weiter die Thatsache constatirt [1]), dass, wenn ein Organ, welches sowohl heliotropisch als geotropisch ist, gleichgiltig, ob Stengel oder Wurzel, in umgekehrter Richtung sich befindet, die sich einstellende schliessliche Lage des Organs durch das Zusammenwirken von Licht und Schwere erfolgt. Auch dies steht mit allen unseren diesbezüglichen Erfahrungen in vollster Uebereinstimmung und erklärt sich in der einfachsten Weise. Man denke sich einen gewöhnlichen wachsenden Spross umgekehrt aufgestellt, mit seinem natürlichen Ende genau nach der Erde gewendet. Wird er einseitig beleuchtet, so wendet er sich gegen die Lichtseite, nunmehr kann man aber an ihm Unter- und Oberseite unterscheiden. Da der Spross negativ geotropisch ist, so wächst seine Unterseite stärker, als die Oberseite. Da aber die Unterseite die Dunkelseite ist, so wird sie auch in Folge des (positiven) Heliotropismus des Organes im Wachsthum gefördert. Ein Gleiches lässt sich auch für mit der Spitze nach aufwärts gekehrten Wurzeln zeigen, mögen dieselben positiv oder negativ heliotropisch sein. Wird die Wurzel

[1]) Monographie, 2. Theil, pag. 33.

durch das Licht von der Verticalen abgelenkt, so ist an ihr auch schon Ober- und Unterseite zu unterscheiden, da sie aber positiv geotropisch ist, so wächst nun die Oberseite stärker und es wird bald die horizontale Richtung erreicht. In dieser Lage ist aber die Wurzel so stark geotropisch, dass sie rasch ihre normale Lage erreicht. Befindet sich aber die Wurzel in der vertical nach abwärts gekehrten Richtung, so wirkt der Geotropismus jedem Streben nach dem Lichte oder von diesem weg entgegen.

Diese Thatsachen sind höchst bemerkenswerth, weil sie uns in der überzeugendsten Weise die Frage beantworten, warum normal gerichtete Organe nur so schwer aus dieser ihnen zusagendsten Lage durch äussere Kräfte heraus gebracht werden können und warum dieselben Organe, wenn ihnen die ihrer normalen Lage entgegengesetzte aufgezwungen wird, durch Licht und Schwerkraft rasch wieder in die normale, ihnen am meisten zusagende Lage gelangen. Hierbei ist noch Eines zu berücksichtigen. Indem ein vertical aufrechter Stengel dem Lichte folgt, wird er bei dieser Bewegung durch das eigene Gewicht unterstützt; hingegen muss dieses Gewicht überwunden werden, wenn der Spross in umgekehrter Lage sich dem Lichte zukehrt. Trotz dieses Umstandes drehen sich umgekehrte Sprossen unter dem combinirten Einfluss von Licht und Schwere leichter nach aufwärts, als aufrechte unter den gleichen Einflüssen nach abwärts.

Ich muss aber hier noch auf die Consequenz einer sehr wichtigen von mir aufgefundenen, oben schon kurz skizzirten Thatsache aufmerksam machen, nämlich auf das Verhalten normal gestellter Organe nach erfolgter photomechanischer Induction. Steht ein Spross genau aufrecht, so übt die Schwere auf sein Wachsthum keinen einseitigen Einfluss aus; wird er nun in dieser Lage einseitig beleuchtet, so wird in ihm Heliotropismus inducirt, d. h. er erlangt unter anderm die Fähigkeit, sich auch im Finstern zu krümmen und ist in diesem Zustande nicht geotropisch[1]). Denn wird er

[1]) Monographie, 1. Theil, pag. 203.

nun horizontal oder wie immer gewendet, so krümmt er sich doch nur im Sinne jener Aufstellung, die er zur Zeit der eintretenden photomechanischen Induction inne hatte. — Da auch eine geotropische Induction besteht, so wird von einer neuen Seite her ersichtlich, warum vertical wachsende Sprosse, z. B. die Hauptstämme, ihre ursprüngliche Richtung mit so grosser Beharrlichkeit einhalten. Es ist aber noch eine andere Ursache bei der Annahme bestimmter Lagen der Organe thätig, auf die ich, freilich in anderem Zusammenhange, bereits hinwies[1]). Befindet sich ein sowohl geotropisches als heliotropisches Organ unter sehr günstigen Beleuchtungsverhältnissen, so tritt die geotropische Wirkung in den Hintergrund. Für heliotropisch sehr empfindliche Organe habe ich constatirt, dass sie im Optimum der Lichtintensität aufgestellt, keine Spur von Geotropismus zu erkennen geben (s. oben Seite 70).

Stengel, welche mit Knoten versehen sind, z. B. Grashalme, bewahren nach Beendigung des Wachsthums der Internodien im Gelenkstheil des Knotens eine wachsthumsfähige Zone, welche, wenn das Organ in die horizontale Stellung kömmt, unterseits stärker als oberseits wächst und so die darüber stehenden Internodien negativ geotropisch hebt. Im Lichte geht die Hebung rascher vor sich als im Finstern, woraus zu entnehmen, dass der positive Heliotropismus des Gelenkes dessen negativen Geotropismus unterstützt.

Häufig ist die Reactionsfähigkeit der Organe gegen Licht und Schwere, je nach dem Alter, verschieden. So ist die Stengelspitze des Hypocotyles vieler Keimlinge (z. B. der Kresse) weder heliotropisch, noch geotropisch. Die tiefer liegende, etwas ältere Stengelzone ist im günstigen Lichte nur wenig (negativ) geotropisch, hingegen stark positiv heliotropisch, eine tiefer liegende noch ältere Zone hingegen noch deutlich geotropisch, aber gar nicht mehr heliotropisch. So erklärt sich, warum Keimlinge der Kresse und zahlreiche andere Pflanzen sich gegen das Licht im Bogen krümmen.

[1]) Monographie, 1. Theil, Seite 196.

wobei der obere Theil sich thatsächlich heliotropisch, der untere hingegen durch Zugwachsthum (s. oben Seite 71) concav gegen das Licht krümmt, vor Beendigung des Längenwachsthums sich aber der concave Stengel gerade streckt, indem dem Zugwachsthum negativer Geotropismus entgegenarbeitet. Mit der Geradstreckung des Hypocotyls haben sich diese beiden Wachsthumsformen in's Gleichgewicht gestellt.

V. Darwin's auf Geotropismus bezugnehmende Resultate.

Der sich mit den genannten Erscheinungen beschäftigende Theil des Darwin'schen Buches enthält an neuen Betrachtungen und Thatsachen Folgendes:

1. Sowohl der positive als der negative Geotropismus sind nur Formen der Circumnutation.

2. Der positive Geotropismus der Wurzeln geht von der an sich gar nicht geotropischen Wurzelspitze aus und pflanzt sich von hier als Reiz auf die sich krümmende Region fort.

Ueber den ersten Punkt werde ich mich erst in dem der Circumnutation gewidmeten Theile dieser Schrift aussprechen. Der zweite Punkt soll gleich erörtert werden. Ich muss aber vorerst bemerken, dass ich in diesem Capitel die Frage des Transversalheliotropismus, welche Erscheinung nach meiner Auffassung keine rein heliotropische ist, sondern durch das Zusammenwirken mehrerer Kräfte, in erster Linie durch die combinirte Wirkung von negativem Heliotropismus und negativem Geotropismus zu Stande kömmt, und ein analoges Phänomen, den Transversalgeotropismus, zu discutiren habe.

VI. Discussion von Darwin's Versuchen über den Geotropismus der Wurzeln.

Die Thatsachen, auf die sich Darwin stützt, indem er den positiven Geotropismus als eine von der Wurzelspitze ausgehende Reizerscheinung auffasst, sind im Wesentlichen folgende:

Ciesielski[1]) hat beobachtet, dass eine ihrer Spitze beraubte Wurzel erst nach Regeneration ihrer Spitze wieder

[1]) Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Heft 2, pag 21. S. auch Frank, Beitr. zur Pflanzenphysiologie, S. 45—46.

positiv geotropisch wird, und dass Wurzeln, die man durch einige Zeit horizontal liegen gelassen hat und dann erst köpft, sich positiv geotropisch krümmen. Sachs[1]) lässt wohl die erstere, nicht aber die letztere Beobachtung gelten. Darwin hat die Versuche des erstgenannten Forschers vielfach wiederholt und abgeändert und fand, dass wenn nicht mit der grössten Sorgfalt zu Werke gegangen wird, viele Experimente misslingen, dass aber die im Grossen und Ganzen erzielten Resultate keinen Zweifel über die Richtigkeit auch der letzteren Beobachtung zulassen.

Ciesielski erklärt die jedenfalls sehr merkwürdige Erscheinung der Krümmung einer horizontal gelegten und später ihrer Spitze beraubten Wurzel in sehr nahe liegender Weise als Nachwirkung der Schwerkraft. Ganz anders deutet Darwin dieses Factum. Er hält dafür, dass die Wurzelspitze durch die Gravitation in einer einstweilen nicht definirbaren Weise gereizt werde und dieser Reiz sich auf die rückwärts liegende, stärker wachsthumsfähige und geotropisch krümmungsfähige Partie übertrage und hier erst die Krümmung hervorrufe.

Ich theile hier in Kürze zwei der wichtigsten Experimente Darwin's mit. Sechzehn Bohnenkeimlinge wurden, nachdem ihre Wurzeln sich kräftig und genau vertical entwickelt hatten, horizontal gelegt und so durch 1 Stunde 37 Minuten belassen. Nach Ablauf dieser Zeit wurden die Wurzelspitzen genau quer in einer Länge von 1·5 Millimeter abgeschnitten und die Pflanzen wieder unter möglichst günstigen Wachsthumsbedingungen so aufgestellt, dass die Wurzeln genau vertical standen. Die Schwerkraft konnte bei der nunmehrigen Aufstellung keinen einseitigen Einfluss ausüben. Nach 6—9 Stunden waren zwölf Wurzeln im Sinne der früheren horizontalen Aufstellung positiv geotropisch gekrümmt. Die übrigen vier gaben kein positives Resultat, sie wuchsen vertical nach abwärts. Auch durch kürzere Zeit wurden die Wurzeln vor der Köpfung horizontal gelegt; die spätere geo-

[1]) Arbeiten des botan. Inst. zu Würzburg, B. I, S. 472—74.

tropische Wirkung war aber eine schwächere und überhaupt zweifelhaftere. In einer zweiten Versuchsreihe wurden Keimlinge von *Vicia Faba* so fixirt, dass die Würzelchen genau horizontal standen. Eine Partie der Pflänzchen wurde unverändert gelassen, an der anderen die Spitzen der Würzelchen mit festem Höllenstein (salpetersaurem Silber) geätzt. Die Würzelchen der ersteren krümmten sich nach abwärts, die der letzteren gewöhnlich nicht; erst nach langer Zeit, nachdem sie beträchtlich herangewachsen waren, krümmten auch sie sich nach abwärts.

Darwin argumentirt nun folgendermassen. Da horizontal gelegte Wurzeln sich nur dann geotropisch krümmen, wenn ihre Spitzen intact bleiben; da dieselben aber wohl wachsen, sich aber nicht geotropisch krümmen, wenn die Spitzen abgeschnitten oder geätzt werden, so muss angenommen werden, dass die Spitze der Wurzel, und nur diese allein reizbar ist, und dass von hier aus der Reiz auf die am stärksten wachsende Region übertragen werde; in welcher dann die Abwärtskrümmung sich vollzieht. Auf diese Folgerung legt er um so grösseres Gewicht, als nach seinem Dafürhalten auch die Abwärtskrümmung horizontal belassener und hierauf geköpfter Wurzeln zu dieser Auffassung drängt.

Ich werde nun eine Reihe von Beobachtungen mittheilen, welche zeigen, dass sich Darwin's jedenfalls sehr geistreiche, aber durch Thatsachen ungenügend gestützte Ansicht nicht aufrecht erhalten lässt.

Ich werde nachweisen, dass geköpfte Wurzeln, gleich geköpften Stengeln weniger wachsthumsfähig sind, als intact gebliebene, und dass sie nach Massgabe ihrer Wachsthumsfähigkeit geotropisch sind; da also auch ihrer Spitze beraubte Wurzeln geotropische Krümmungen annehmen, so ist ersichtlich, dass der Geotropismus überhaupt nicht von der Spitze ausgehen kann. Die Abwärtskrümmung horizontal gelegter und später geköpfter Wurzeln fordert gleichfalls keine so künstliche Erklärung, wie die von Darwin gegebene, sondern darf mit Recht als eine Nachwirkung der Schwere angesehen werden.

gründlichen Untersuchung gemacht, deren Resultate auch sehr bekannt geworden sind, so dass ich mich sehr kurz fassen kann und blos die Betheiligung derselben bei Annahme der fixen Lichtlage der Blätter näher in's Auge zu fassen brauche.

In Jugendzuständen sind die Blätter gewöhnlich hyponastisch und die Ueberwölbung der Stammspitze durch das Laub, die man bei vielen Kohlvarietäten so merkwürdig scharf ausgeprägt findet, wird hierdurch bedingt. Aber nur in seltenen Fällen verursacht die Hyponastie eine bleibende Lage des Blattes. So z. B. bei *Allium ursinum*, wo die aus der Knospe hervorkommenden Blätter sich so stark hyponastisch drehen, dass die natürliche Lage der Blätter geradezu umgekehrt wird. Es ist dieser merkwürdige Fall von Frank[1]) zuerst genau beschrieben worden. Nach meinen Beobachtungen findet sich ein ähnliches Verhältniss beim Schneeglöckchen vor. Wenn man ganz junge Pflänzchen im tiefen Dunkeln, hoher Temperatur und Feuchtigkeit und überhaupt unter den günstigsten Wachsthumsbedingungen cultivirt, so kehren sich die aufrecht aus der Knospe tretenden Laubblätter in Folge aussergewöhnlich starker Hyponastie derart um, dass die natürlichen Oberseiten zu den factischen Unterseiten werden. Die umgekehrten Blätter liegen platt am Boden. Bringt man die völlig etiolirte Pflanze in schwaches Licht, so richten sich die Blätter auf und in starkem Lichte wird sogar die natürliche Lage wieder erreicht, falls die Blätter überhaupt noch wachsthumsfähig geblieben sind. Bei *Allium ursinum* soll aber nach den Untersuchungen von Frank das Licht die (hyponastische) Umdrehung des Blattes begünstigen, was schwer verständlich ist.

Aber dies sind Ausnahmsfälle. In der Regel breiten sich die Blätter auch im Finstern aus, ohne aber gewöhnlich jene ausgesprochen transversale Lage anzunehmen. Die Blätter werden nämlich in späteren Entwicklungsstadien epinastisch, es wächst aus inneren Ursachen die Oberseite stärker als die Unterseite und darum bewegt sich die Blattspitze vom Stamme

[1]) Die natürlich wagrechte Richtung von Pflanzentheilen, pag. 46.

weg. Die eigene Last vermag das Blatt bei der epinastischen Bewegung zu unterstützen und so kann es geschehen, dass schwere Blätter mit weichem, biegsamem Stiel oder Grund auch im Finstern eine zur Stammaxe quere Lage einnehmen. Viel häufiger ist aber das Blatt doch so stark negativ geotropisch, um die durch die Epinastie und das Blattgewicht eingeleitete Abwärtsbewegung nur bis zu einer gewissen Grenze zu gestatten, so dass das Blatt dann mit der Stammaxe gewöhnlich einen spitzen Winkel einschliesst.

Bringt man aber die Pflanze an's Licht, so drehen und wenden sich die Blätter, wie wir gesehen haben, so, dass ihre Flächen in der Regel senkrecht auf das stärkste zerstreute Licht gerichtet sind. Am schönsten sieht man dies, wenn man die Pflanzen blos vom Oberlichte treffen lässt; sie stellen sich dann genau horizontal.

Aber auch an horizontalen und geneigten Aesten stellen sich die Blätter senkrecht zum Lichte, und die von Darwin hervorgehobene Beobachtung, dass an einem schief stehenden Keimstengel die Cotylen sich senkrecht zum Lichte stellen, dass sie eine zum Horizonte geneigte Lage annehmen, wobei ein Cotyledon schief nach abwärts, das andere schief nach aufwärts zu liegen kömmt; diese und viele andere Beobachtungen[1]) zeigen deutlich, dass wir es hier mit einer selbstständigen, vom Lichte ausgehenden Bewegung zu thun haben.

Was ist dies aber für eine Bewegung? Ein wachsender Pflanzentheil krümmt sich unter den Bedingungen des Wachsthums vom Lichte weg, oder allgemein gesagt, er verlängert sich an der Lichtseite stärker, als an der Schattenseite. Die hierdurch vollzogene Bewegung kann mithin keine andere, als eine negativ heliotropische sein.

Zur weiteren Unterstützung dieser Auffassung führe ich noch folgende Thatsachen an. Nicht in jedem Lichte vollzieht sich das oberseitig verstärkte Wachsthum. Im Allgemeinen ist

[1]) Ich erinnere an den oben (S. 118—120) mitgetheilten Versuch mit *Vicia Faba*.

hiezu ein Licht von höherer Intensität erforderlich, wie es auch die zweifellos negativ heliotropischen Bewegungen erfordern (vgl. oben S. 55). Aber auch nicht jede Lichtfarbe wirkt gleich günstig auf die Erscheinung. Wieder ist es das violette bis blaue Licht, welches diese Bewegung begünstigt, während grünes und rothes Licht viel weniger leistet und gelbes ganz wirkungslos sich erweist (vgl. oben S. 51).

So sprechen also alle Beobachtungen für, und so viel mir bekannt, keine einzige gegen den negativen Heliotropismus der Blätter.

Auf den positiven Heliotropismus der Blätter ist schon oben (S. 40 u. 109) hingewiesen worden, und ich habe hier nur zu bemerken, dass diese Eigenschaft eine keineswegs seltene ist, durch relativ schwaches Licht zu Stande kömmt, und für die Annahme der fixen Lichtlage in der Regel nichts leistet.

Doch muss ich bei dieser Erscheinung einen Augenblick verweilen, um einen scheinbaren Widerspruch, der sich dem Leser leicht aufdrängen könnte, zu beseitigen. Ist das Blatt gleichzeitig positiv und negativ heliotropisch, oder verhält es sich je nach Alter oder Beleuchtungsweise verschieden? Ersteres erscheint ganz widersinnig, ist es aber merkwürdiger Weise nicht. Der Fall, dass ein Blatt gleichzeitig positiv und negativ heliotropisch ist. kommt wohl nicht häufig vor, bei grösserer Aufmerksamkeit wird er aber nicht entgehen können. An Waldrändern stehende Pflanzen (besonders schön an *Campanula*-Arten mit aufrechten Stengeln, z. B. *C. persicifolia*, *Trachelium* etc. zu beobachten) richten ihre Blattflächen nach dem Oberlichte, aber auch nach dem schwächeren Seitenlichte (Vorderlicht). Ersteres stellt die Blattfläche genau horizontal, letzteres verschiebt die Blätter nach vorn, so dass sie nicht mehr, wie es der ursprünglichen Blattanordnung entspricht, gleichmässig am Stamme angeordnet erscheinen, sich vielmehr nach vorn drängen; die Hinterseite solcher Stengel scheint bei flüchtiger Beleuchtung gänzlich blattlos zu sein. Es kann Niemand daran zweifeln, dass diese Blattverschiebung auf positivem

Heliotropismus beruht. Und dass es in diesem Falle das Oberlicht ist, welches die Blattfläche horizontal stellt, wird auch von denen zugegeben werden, welche Transversalheliotropismus als specifisches Phänomen annehmen. Manchmal eilt die positiv heliotropische Verschiebung der Annahme der fixen Lichtlage etwas voraus; aber immer fallen diese beiden Processe wenigstens theilweise zusammen und liefern uns den Beweis, dass ein und dasselbe Organ gleichzeitig auf zwei verschiedene Lichteinflüsse in verschiedener Weise reagiren kann.

Der positive Heliotropismus kömmt hier durch ein Licht zu Stande, welches das Blatt vom Vorder- zum Hinterrande, der negative durch Strahlen, welche das Blatt von der Oberseite nach der Unterseite hindurchdringt. Auf die vielen hierher gehörigen Einzelnfälle kann ich nicht eingehen und erlaube mir auf den zweiten Theil meiner Monographie zu verweisen, welcher hierüber zahlreiche Beobachtungen enthält; doch möchte ich nur noch hervorheben, dass der positive Heliotropismus auch in der Form der Blätter zum Ausdrucke kommen kann. Der Lichtrand des Blattes wird concav, der Schattenrand convex, das Blatt nimmt Sichelgestalt an. Die Keimblätter junger Tannenkeimlinge, die am Waldrande oder auf schiefem Terrain stehen, also Ober- und Vorderlicht bekommen, werden durch das erstere genau horizontal gestellt, durch das letztere sichelförmig gekrümmt (s. oben S. 41).

Es ist oben weiter die Frage aufgeworfen worden, ob das Blatt nicht auch nach Beleuchtung oder Alter sich dem Lichte gegenüber verschieden verhält.

Diese Frage ist zum Theile im Vorhergehenden beantwortet worden. Es wurde gezeigt, dass ein und dasselbe Blatt im schwachen Lichte positiv, im starken Lichte negativ heliotropische Eigenschaften zeigen kann. Es ist dies gewiss auch der gewöhnliche Fall. Was den Einfluss des Alters auf die heliotropischen Erscheinungen der Blätter anlangt, so gilt für die Blätter wohl im Allgemeinen das Gleiche, wie für die Stengel (s. oben S. 55—57). Im Jugendzustande, so lange das Blatt noch parenchymreich, ist das Organ positiv; später, vor

Beendigung des Wachsthums tritt der negativ heliotropische Charakter mehr in den Vordergrund. Und bei den Blättern ist dies noch in viel ausgeprägterem Masse als bei den Stengeln der Fall. Fast jedes Blatt lässt negativen Heliotropismus in späteren Wachsthumsstadien erkennen; bei Stengeln kömmt aber die negativ heliotropische Tendenz der Stengel nur verhältnissmässig selten zum deutlichen Ausdrucke.

Bezüglich des Einflusses des Blattgewichtes auf die fixe Lichtlage möchte ich mit Berufung auf eine schon oben (S. 71) mitgetheilte Thatsache anführen, dass das Gewicht nicht einfach blos als Last aufgefasst werden kann, sondern dass dasselbe durch einseitigen Zug eine einseitige Beschleunigung und durch Druck eine einseitige Verzögerung des Wachsthums hervorrufen kann und z. B. bei der nicht selten vorkommenden Drehung der Blattstiele thatsächlich hervorruft. —

Nachdem ich diese auf Wachsthum beruhenden Eigenschaften und Eignungen der Blätter vorgeführt habe, kann ich es unternehmen, das Zustandekommen der zum Lichte transversalen Lage der Blätter, also Darwin's Diaheliotropismus, zu erklären.

Denken wir uns ein unter günstigen Wachsthumsbedingungen befindliches Blatt, zunächst bei Ausschluss von Licht, sich weiter entwickeln. Das verstärkte Wachsthum an der Unterseite, die Hyponastie, wölbt es anfänglich über die Knospe; nun beginnt es oberseits stärker zu wachsen, es wird epinastisch und würde durch Umkehrung der früheren Bewegung gewiss in eine unzweckmässige Lage gerathen, wenn es nicht unter dem Einflusse der Schwerkraft sich aufzurichten bestrebte. Es ist auch thatsächlich negativ geotropisch geworden. Durch das Entgegenwirken von negativem Geotropismus und Epinastie muss sich eine Gleichgewichtslage ergeben. Allein dieses Gleichgewicht wird aufgehoben, denn das Blatt nimmt nunmehr eine vom Lichte vollständig beherrschte Lage an; es ist, wie sich Darwin ausdrückt, diaheliotropisch geworden.

Ich glaube nun, dass man diesen Diaheliotropismus gar nicht anzunehmen braucht, sondern die Erscheinung durch das Eingreifen des negativen Heliotropismus in die anderen

Wachsthumsbewegungen des Blattes in ungezwungener Weise zu erklären im Stande ist.

Dass zur Hervorrufung des negativen Heliotropismus der Blätter starkes Licht erforderlich ist, wurde schon oben auseinandergesetzt. Starkes Licht hemmt aber alle diejenigen Bewegungen, welche auf dem Wachsthum von Parenchymzellen beruhen, also so gut wie alle Wachsthumsbewegungen mit Ausschluss des negativen Heliotropismus, der auf dem Wachsthum von Gefässbündelelementen beruht.

Ich will mich auf theoretische Auseinandersetzungen nicht einlassen, sondern nur auf einige Thatsachen hinweisen. Wenn ich einen Stengel stark beleuchte, so wird die negativ geotropische Krümmungsfähigkeit herabgesetzt; ja man kann für viele Pflanzentheile eine Lichtintensität ausfindig machen, in welcher sie gar nicht mehr auf die Schwere durch Geotropismus reagiren (s. oben S. 70); dass die positiven heliotropischen Krümmungen bei einer gewissen und gar nicht bedeutenden Lichtstärke sistirt werden, ist schon oben (S. 48) hervorgehoben worden. Wenn man durch einseitige Belastung an einem wachsenden Stengel Zugwachsthum einleitet, so lässt sich dieses Wachsthum durch ein gar nicht zu starkes Licht völlig aufheben. So genügt bei den meisten Keimlingen eine Gasflamme mittlerer Leuchtkraft, um das Zugswachsthum und den Heliotropismus zum Stillstande zu bringen. Dass endlich das Licht auch die Hyponastie der Blätter zu verringern vermag, ist gleichfalls schon oben (S. 118—120) gezeigt worden.

Nun denke man sich eine mit Blättern versehene Pflanze aus dem Finstern genommen und dem Tageslichte ausgesetzt. Der Einfachheit halber wollen wir einstweilen annehmen, dass die Lichtstrahlen genau vom Zenith kämen und der Stengel der Versuchspflanze völlig aufrecht stehen würde. Die Blätter divergiren nach oben, das Licht fällt auf sie und ruft negativen Heliotropismus hervor; das Blatt schliesst in Folge dessen immer grössere und grössere Winkel mit der Stammaxe ein. Je mehr diese Winkel wachsen, um so mehr vermehrt sich die Intensität des einfallenden Lichtes und desto

mehr wird der negative Geotropismus der Blätter geschwächt werden. Schliesst aber das Blatt mit dem Stengel einen Winkel von 90° ein, so hat die Intensität des in das Blatt eindringenden Lichtes ihr Maximum erreicht. Nunmehr ist, eine kräftige Beleuchtung vorausgesetzt, der Geotropismus durch das Licht überwunden, denn trotz der horizontalen Lage des Blattes kann es sich nicht mehr aufrichten, weil das Licht die Wachsthumsfähigkeit der negativ geotropischen Elemente herabsetzt, ja bei hoher Intensität, für die Dauer der Beleuchtung sogar aufhebt. Sänke aber das Blatt aus irgend einem Grunde unter die Horizontale, so würde es wieder schwächerem Lichte ausgesetzt sein und könnte sich geotropisch erheben; aber in die horizontale Lage gebracht, würde die Hemmung durch das Licht wieder ihr Maximum erreichen.

Ich muss aber hier auf einige früher (S.115—116) mitgetheilte Beobachtungen zurückgreifen, um zu zeigen, dass in manchen Fällen das Licht den negativen Geotropismus nicht zu überwinden im Stande ist. Ich beziehe mich hier auf die stark aufgerichteten Blätter von *Sorbus Aria* und auf die stark negativ geotropischen Blätter der Wassertriebe von *Evonymus europaeus.* Das sind indess Ausnahmsfälle; die Regel ist, dass der negative Heliotropismus den negativen Geotropismus überwindet und das Blatt bei der stärksten Beleuchtung in die Ruhelage, nämlich in die so oft genannte fixe Lichtlage geräth.

Nun wollen wir uns vorstellen, dass der beblätterte Spross nicht vertical, sondern schief stände; nunmehr kömmt ein neues Moment, nämlich eine die Stammaxe schneidende Belastungswirkung, in Betracht. Das Blatt folgt dem Zuge der Schwere, beugt sich abwärts oder dreht sich nach einer Seite und hat in Folge des inducirten Zugwachsthums die Tendenz, sich in der Zugrichtung weiter zu krümmen. Vom starken Lichte getroffen, wird die Verzögerung des Zugwachsthums offenbar am grössten werden, wenn das Blatt senkrecht beleuchtet sein wird. In der zum Lichte senkrechten Lage sind die Be-

dingungen zur Hemmung des Zugwachsthums offenbar die günstigsten.

Damit sind die Grundphänomene zur Erklärung des sogenannten Diaheliotropismus bezeichnet worden und es wird keine Schwierigkeiten machen, sich nun zu vergegenwärtigen, wie das Licht bei schiefem Einfall oder bei einer beliebigen Lage des Blattes dieses zum Stillstande zwingen wird.

So erklärt sich also der so räthselhafte Diaheliotropismus (Transversalheliotropismus) in sehr einfacher Weise. Es lässt sich, wie wir gesehen haben, derselbe auf ein Zusammenwirken durchwegs bekannter Vorgänge zurückführen. In erster Linie ist es das Entgegenwirken von negativem Geotropismus und negativem Heliotropismus, was das Blatt in eine zum Einfalle starken Lichtes senkrechte Lage bringt; in dieser Lage wird das Blatt festgehalten, weil bei der nunmehr herrschenden stärksten Beleuchtung die Bedingungen für die negativ geotropische Aufrichtung des Blattes die ungünstigsten sind. Weiters werden aber auch noch andere auf Wachsthum beruhende Bewegungen des Blattes, z. B. das durch die Belastung eingeleitete Zugwachsthum dann am meisten gehemmt, wenn die Beleuchtung die günstigste ist; dies ist aber dann der Fall, wenn das Blatt sich senkrecht zum herrschenden, genauer gesagt, zum stärksten zerstreuten Lichte gestellt hat. —

Zum Schlusse dieses Capitels habe ich noch einige Bemerkungen über Darwin's Diageotropismus zu machen.

Diese Erscheinung ist identisch mit Frank's Transversalgeotropismus[1]) und soll darin bestehen, dass manchen

[1]) Die natürliche wagrechte Richtung von Pflanzentheilen und ihre Abhängigkeit vom Lichte und der Gravitation. Leipzig 1870.

Organen der Pflanze die Fähigkeit zukomme, unter alleinigem Einfluss der Schwerkraft sich horizontal zu stellen.

Die Thatsache selbst ist noch nicht so genau festgestellt worden, als dass sie über jedem Zweifel erhaben wäre. Während nämlich die senkrechte Lage der Blätter zum stärksten zerstreuten Lichte nunmehr vollkommen erwiesen ist, bleibt es noch immer fraglich, ob unabhängig vom Lichte ein Organ, z. B. ein Stengel oder Blatt — von schwimmenden Blättern sehe ich hier begreiflicher Weise ab — sich genau horizontal zu stellen befähigt ist. Das Zustandekommen des positiven und negativen Geotropismus lässt sich anschaulich demonstriren; für eine Erklärung des Transversalgeotropismus als einer blos durch die Schwerkraft hervorgerufenen Erscheinung fehlt jede thatsächliche Grundlage. Es handelt sich hier kaum um etwas anderes, als um die nahezu horizontale Lage gewisser Organe, die bei der ausserordentlichen Mannigfaltigkeit, welche die Richtungsverhältnisse der Pflanzentheile darbieten, gewiss nicht überraschen kann.

De Vries[1]) hat nun den Ausführungen Frank's gegenüber gezeigt, dass man die angeblichen Fälle von Transversalgeotropismus durchwegs auf bekannte Nutationsbewegungen zurückzuführen im Stande ist, ähnlich wie dies bei der Erscheinung des Transversalheliotropismus der Fall war.

Darwin hat über diese Erscheinung keine eigenen Beobachtungen angestellt, giebt aber die Existenz derselben zu. Er ist geneigt, secundäre Wurzeln, welche sich horizontal ausbreiten, für diageotropisch zu halten, und da solche Wurzeln nach seinen Beobachtungen auch circumnutiren, so fasst er auch den Diageotropismus als einen speciellen Fall von Circumnutation auf.

Da Darwin selbst dieser angeblichen Schwerkraftswirkung keine weitere Beachtung schenkt, so will ich auf diesen Gegenstand nicht weiter eingehen.

[1]) Flora 1873, S. 305—315.

Fünftes Capitel.

Hydrotropismus.

Wurzeln, welche eine Erdschichte durchdringen und dann wieder mit Luft in Berührung kommen, wachsen, ihrer positiv geotropischen Eigenschaft zufolge, vertical nach abwärts. Befindet sich aber seitlich ein feuchter Gegenstand, so werden sie nach diesem abgelenkt. Mit dieser interessanten Erscheinung, der man den Namen Hydrotropismus gegeben, hat sich Sachs[1]) eingehend beschäftigt und nach seinem Vorschlage wird das Phänomen gewöhnlich in folgender Weise demonstrirt. Es wird ein mit Sägespänen gefülltes flaches Sieb, nachdem in dasselbe keimfähige Samen gebracht wurden, so aufgehängt, dass die Siebfläche mit der Horizontalen einen Winkel von etwa 40° einschliesst. Wird für genügende Feuchtigkeit des Bodens gesorgt, so treiben die Würzelchen durch das lockere Substrat hindurch, wachsen aber nicht vertical nach abwärts, sondern schmiegen sich enge an die feuchte Bodenfläche an und entwickeln sich in dieser Richtung weiter. Die Wurzeln werden also durch die feuchte Fläche um 50° von ihrer normalen Richtung abgelenkt. Dieser Versuch ist oftmals mit dem gleichen Erfolge wiederholt worden[2]).

---

[1]) Arbeiten des botanischen Instituts zu Würzburg. Bd. I (1872), pag. 209.

[2]) Die Entdeckung des Hydrotropismus wird häufig, unter Anderen auch von Darwin, Sachs zugeschrieben. Dieser Forscher giebt aber selbst Knight als den ersten Beobachter der Erscheinung an. Die Entdeckung ist aber älter und wurde meines Wissens derselben zuerst von

Auch Darwin[1]) bestätigt diese Beobachtung vollkommen, giebt ihr aber, auf Grund einiger neuer Experimente, eine andere Deutung. Während gewöhnlich angenommen wird, dass die sich krümmende Zone direct in ihrer Wachsthumsfähigkeit durch den einseitigen Einfluss der Feuchtigkeit alterirt werde, meint Darwin, dass die Ursache der Krümmung in der Wurzelspitze liege, welche ausschliesslich den Reiz empfange und ihn dorthin übertrage, wo wir die Krümmung erfolgen sehen.

Zu diesen Versuchen dienten die Wurzeln von Bohnen (*Phaseolus multiflorus*), Saubohnen (*Vicia Faba*), Hafer und Weizen. Die Spitzen der aus dem Siebboden hervordringenden Wurzeln wurden in einer Länge von 1—2 Millimeter mit einem Gemenge von Olivenöl und Lampenruss bestrichen, so dass wohl zu den sonst sich krümmenden Partien Feuchtigkeit gelangen konnte, nicht aber zur Wurzelspitze. Verglich man die normalen aus dem Siebe hervortretenden mit den eingeölten, so zeigte sich, dass die Mehrzahl der ersteren sich an's Substrat anschmiegte, während die Mehrzahl der letzteren senkrecht hinabwuchs und nach 24—30 Stunden nicht oder nur wenig sich der Feuchtigkeitsquelle näherte. Aehnliche Resultate wurden auch durch Cauterisation der Wurzelspitze mit Höllenstein erzielt.

Gegen die Versuche ist mancherlei einzuwenden. Vor allem: bleiben die Wurzeln normal, wenn die Spitze, der Herd der Neubildung, mit einer Fettschichte überzogen und dort nicht nur der Zutritt von Wasserdampf, sondern der Sauerstoffzutritt gehemmt wird? Die Frage ist wohl mit Rücksicht auf die oben mitgetheilten, mit Wurzeln ausgeführten Versuche, welche lehrten, dass eine Verletzung der Spitze das Wachsthum des Organs herabsetzt oder gar aufhebt und alle Nutationsbewegungen einschränkt, ja unter Umständen unmöglich macht, zu verneinen. Es ist auch be-

---

Bonnet (Recherches sur l'usage des feuilles, 1754) in der Literatur Erwähnung gethan. Dieser Forscher sagt, es sei bekannt, dass sich die Wurzeln nach einem feuchten Schwamme hin wenden.

[1]) S. 154—169 (Orig. S. 180—186).

züglich der Wurzeln (S. 105) oben nachgewiesen worden, dass dieselben in einen abnormen Zustand versetzt werden, wenn sie eine Verletzung, z. B. durch Cauterisation mittelst Höllenstein erlitten haben.

Wohl wird bei der Beschreibung der Versuche mitgetheilt, dass die Wurzeln trotz der genannten Operation noch weiter wuchsen, dieses Wachsthum wurde aber nicht mit dem normaler Wurzeln verglichen. Ich habe nun solche Parallelversuche durchgeführt, welche deutlich zeigten, dass Wurzeln von Bohnen, deren Spitzen in einer Länge bis 2 Millimeter mit Oellack (Gemisch von Olivenöl und Kienruss) oder mit Schellack (in dickem, rasch erhärtendem Zustande aufgetragen) bedeckt waren und die im Beginne des Versuchs eine Länge von 15—20 Mm. hatten, innerhalb zweier Tage im Längenwachsthum gegen normal erwachsene zurückblieben.

Man sieht also, dass die Wurzeln durch die Operation des Bestreichens ihrer Enden mit Oellack an Wachsthumsfähigkeit einbüssen. Sie reagiren in Folge dessen schwächer auf die Schwerkraft und gewiss auch auf andere einseitiges Wachsthum hervorrufende äussere Einflüsse. Man darf deshalb annehmen, dass auch ihre hydrotropische Krümmungsfähigkeit herabgemindert wird. Dies haben auch die Versuche bestätigt. Die Wurzeln mit bedeckten Spitzen waren nicht oder nur sehr wenig hydrotropisch.

Dies scheint mir eine Erklärungsweise der Versuche zu sein, die nach allen unseren Kenntnissen über die Art der Nutationskrümmungen gewiss ihre Berechtigung hat. Ich hatte ferner die Absicht, durch folgende Versuche die von Darwin gebotene Erklärung zu prüfen. Wenn man die Würzelchen, so argumentirte ich, bis auf die Spitze mit dem Oelgemische bestreichen und dann sehen würde, ob sie sich trotzdem dem feuchten Substrate zukrümmten? Krümmten sich die Wurzeln thatsächlich, so wäre aus dem Versuche zu entnehmen, dass Darwin dennoch Recht habe. Diese Idee zu einem *experimentum crucis* ist wohl seht naheliegend. Ich habe dieselbe aber nach einiger Ueberlegung nicht weiter

realisirt, weil die Wurzeln durch die beabsichtigte Procedur offenbar in ganz abnorme Verhältnisse gekommen wären.

Ich muss bemerken, dass Darwin in jenen Versuchsreihen, in denen er mit dem Oelgemische operirte, einzelne Würzelchen fand, welche trotz Bedeckung der Spitze etwas hydrotropisch wurden. Er erklärt dies durch den Umstand, dass nach einiger Zeit das Fettgemische die Spitze nicht mehr gleichförmig, sondern netzartig überdeckt und nunmehr die Feuchtigkeit nicht mehr völlig von der Spitze abhält. Da also die Versuche mit den die Feuchtigkeit abhaltenden Ueberzügen nicht vorwurfsfrei sind, die Aetzung mit Höllenstein aber einen zu tiefen Eingriff in den Organismus der Wurzel nach sich zieht, so habe ich einige Experimente in der Art gemacht, dass ich die Wurzelspitze abtrug, wobei, wie wir oben gesehen haben, eine Retardation des Längenwachsthums sich alsbald zu erkennen giebt. Die Versuche wurden mit *Phaseolus*, *Faba* und Mais angestellt.

Unter zahlreichen Wurzeln fand ich einzelne, welche sich entschieden dem feuchten Substrate zukehrten, und zwar bevor eine Regeneration der Wurzelspitze eingetreten war. Die Mehrzahl wuchs unregelmässig weiter, weder geotropisch, noch hydrotropisch sich wendend. Es schien mir, als wären gerade jene Wurzeln, welche sich trotz Verletzung krümmten, im Wachsthum verhältnissmässig wenig zurückgeblieben. Trotz sehr zahlreicher Versuche konnte ich zu einer völlig sicheren Ansicht über den Zusammenhang zwischen Längenwachsthum und hydrotropischer Krümmungsfähigkeit nicht kommen. Ich glaube überhaupt, dass gerade die Erscheinung des Hydrotropismus noch sehr im Dunkeln ist. Es scheint mir, als würden oft etwas weniger turgescente Wurzeln hydrotropischer sein, als stark turgescente, ja als würden sich die Nebenwurzeln dem feuchten Substrate leichter anschmiegen, als Hauptwurzeln, was der Annahme einer directen Proportionalität von Längenwachsthum und hydrotropischer Krümmungsfähigkeit nicht günstig wäre. Immerhin glaube ich mit grosser Wahrscheinlichkeit aussprechen zu dürfen, dass es nicht die Wurzelspitze ist, von welcher

die hydrotropische Krümmung ausgeht und dass gekappte Wurzeln nur deshalb sich selten und wenig deutlich dem feuchten Substrate nähern, weil sie gleich jenen, deren Spitzen geätzt oder mit Fett überstrichen wurden, durch die Verletzung eben in einen abnormen Zustand kamen.

Sechstes Capitel.

Einfluss von Zug und Druck auf das Längenwachsthum.

Unsere Kenntnisse über die Mechanik des Längenwachsthums der Organe machen es schon von vorneherein wahrscheinlich, dass von aussen auf einen Pflanzentheil einwirkender Zug oder Druck dessen Wachsthumsgeschwindigkeit beeinflussen müsse. Da eine durch den Turgor hervorgerufene Dehnung der Wand das Längenwachsthum begünstigt, so lässt sich annehmen, dass ein äusserer Zug auf wachsende Pflanzentheile den gleichen Einfluss ausübe und dass äusserer Druck die entgegengesetzte Wirkung hervorbringe.

Die Wirkung von Zug und Druck auf das Wachsthum wird wohl am deutlichsten hervortreten, wenn eine Seite eines Organs auf Zug, die andere auf Druck in Anspruch genommen ist; die erstere wird ein begünstigtes, die letztere ein verzögertes Wachsthum zu erkennen geben, und eine Krümmung des Organs wird den hierbei stattfindenden Unterschied in der Wachsthumsgeschwindigkeit zum Ausdrucke bringen.

Derartige Fälle kommen, wie ich gefunden habe, thatsächlich und gar nicht so selten vor; ich habe einige derselben schon oben kurz berührt und diese Form der paratonischen Nutationsbewegung als Zugwachsthum bezeichnet.

Ich erinnere hier zunächst an jenen, oben (S. 69—71) mitgetheilten Versuch, durch welchen der endgiltige Beweis

geliefert wurde, dass eine heliotropische Reizfortpflanzung nicht existirt. Ein ruhend aufgestellter, am unteren Ende nur mehr langsam wachsender Keimling von Kohl oder Kresse krümmt sich vom Grund aus gegen eine Lichtquelle, während ein Keimling der gleichen Art, wenn er, gleichfalls nur von einer Seite beleuchtet, um eine horizontale Axe rotirt, senkrecht zum Substrate sich entwickelt; nur das obere Ende, dieses aber stark, krümmt sich nach der Lichtquelle hin. Dieser Versuch zeigt deutlich, dass das heliotropisch vorgeneigte Ende des Stengels sammt den dort befindlichen relativ schweren Cotylen, als einseitige Last auf den heliotropisch gar nicht mehr krümmungsfähigen Stengeltheil wirkte. Der hierbei ausgeübte Druck ist allerdings nicht gross genug, um die Krümmung zu erklären. Durch die einseitig wirkende Last wurde aber eine Seite des Stengels gedehnt, die andere gedrückt; diese Seite erfuhr in Folge dessen eine Herabsetzung, jene eine Förderung ihres Längenwachsthums, und so kam die Krümmung zu Stande. Die Wirkung der Last ist eine ganz allmälige. Auch ist die Elasticität der Zellwände eine zu geringe, als dass nach Aufhebung der Belastung eine Aufrichtung des Stengels wieder zu Stande kommen könnte. Die Zellwände sind viel mehr ductil als elastisch. Die Folge der Last und des Zugwachsthums äussert sich in einer Weise, welche mehr mit der Biegung eines Bleidrahtes, als mit der eines Stahldrahtes verglichen werden könnte.

Noch deutlicher zeigt sich die Wirkung des Zugwachsthums an den hakenförmig gekrümmten Zweigenden des sogenannten wilden Weins (*Ampelopsis hederacea*). Das jüngste, die Endknospe tragende Internodium eines Sprosses dieses Strauches ist weich, biegsam, und die allerdings nicht schwere, aber continuirlich als Last wirkende Endknospe biegt dieses weiche Stengelstück nach abwärts. Eine geotropische oder heliotropische Gegenkrümmung kann nicht eintreten, da das junge Internodium in diesem Entwicklungsstadium noch nicht heliotropisch oder geotropisch geworden ist. Soweit ist diese Hakenkrümmung, welche in einem spätern Capitel noch

eingehender besprochen werden soll, nichts als ein Belastungsphänomen. Die Last der Endknospe kann aber den nach abwärts gekehrten Schenkel des Hakens nur bis in die vertical nach abwärts gekehrte Lage bringen. Nun sieht man aber, namentlich bei üppigem Wachsthum, dass dieser Schenkel sich häufig über die Verticale hinauskrümmt und dem nach oben gewendeten Schenkel des Hakens sich nähert. Dies ist eine andere Wirkung, die nur durch Zugwachsthum zu erklären ist. Nach Abwärtskrümmung des Zweigendes verliert das bogenförmig nach abwärts gekrümmte Stengelglied seine Weichheit und Biegsamkeit, es wird härter, starrer, offenbar in Folge Turgorsteigerung in den jetzt in stärkeres Wachsthum gerathenen Zellen. Nunmehr muss sich aber eine Spannungsdifferenz zwischen der convexen Ober- und der concaven Unterseite einstellen; erstere ist im Zug, letztere im Druck gespannt, erstere wird deshalb im Vergleiche zur letzteren begünstigt wachsen und es tritt eine Verstärkung der Krümmung ein. Im Verlaufe des weiteren Wachsthums wird das Stengelglied negativ geotropisch und es richtet sich dasselbe auf oder strebt wenigstens nach aufwärts, was gewöhnlich durch eine Geradstreckung des Hakens zum Ausdrucke gelangt. Die Aufrichtung der Sprosse wird häufig durch die Last des noch nicht geotropischen Endstückes oder durch Anklammerung des Sprosses unmöglich gemacht oder doch erschwert. Dauert das Zugwachsthum lange an, so kann sogar der Haken durch gleichzeitig fortschreitende Krümmung des anfänglich nach abwärts gekehrten Sprossendes in eine Schlinge verwandelt werden.

Die Erscheinung des Zugwachsthums tritt sehr häufig auf, namentlich spielt dasselbe bei der Annahme der fixen Lichtlage der Blätter eine grosse Rolle. Bei den meisten Belastungsphänomenen, um deren Auffindung sich Hofmeister, namentlich aber De Vries verdient gemacht haben, tritt Zugwachsthum ein. Es sind offenbar die parenchymatischen Elemente beim Zugwachsthum ausschliesslich oder doch in erster Linie betheiligt, also dieselben Elemente,

welche, gewöhnlich aber erst in einer späteren Entwickelungsepoche, positiv heliotropisch oder negativ geotropisch werden, also Elemente, welche durch das Licht im Wachsthum gehemmt werden. Das Zugwachsthum kann mithin durch starke Beleuchtung sistirt werden, ein Factum, welches, wie wir gesehen haben, zur naturgemässen Erklärung der sogenannten diaheliotropischen Stellung der Blätter von hoher Wichtigkeit ist.

Siebentes Capitel.

Empfindlichkeit der Wurzeln.

Ich komme in diesem Capitel auf eine Reihe höchst merkwürdiger Entdeckungen Darwin's, deren wissenschaftliche Prüfung und Deutung mit einer um so grösseren Vorsicht vorgenommen werden muss, als die betreffenden Beobachtungen offenbar den Ausgangspunkt für seine Beurtheilung der paratonischen Wurzelbewegungen bilden.

Darwin findet, dass ein leiser, auf die Wurzelspitze einseitig ausgeübter Druck, eine einseitige Berührung, die Wurzel nöthigt, in der wachsenden Region, also entfernt von der Angriffsstelle, eine Krümmung auszuführen, welche sie von dem Orte der Berührung wegwendet. Er bildet sich die Vorstellung, dass von der Wurzelspitze ein Reiz auf die im starken Wachsthum begriffene Zone der Wurzel fortgeleitet werde und hier erst zum Ausdrucke komme. Diese durch die Thatsachen anscheinend gestützte Anschauung führte ihn dahin, auch den Geotropismus und Hydrotropismus als von der Wurzelspitze ausgehende Reizerscheinungen, welche in der stark wachsenden Region der Wurzel erst mit sichtlichem Effecte hervortreten, zu betrachten, eine Auffassung, die aber, wie wir gesehen haben, mit den Thatsachen nicht in Einklang zu bringen ist.

Nach diesen Vorbemerkungen gehe ich zu Darwin's Untersuchung „über die Empfindlichkeit der Würzelchen“ [1])

---

[1]) S. 109—159 (Orig. S. 129 -186).

über, welche zweifellos die interessanteste und anregendste Partie seines Buches bildet.

In der Einleitung zu dem betreffenden Capitel heisst es: „Um zu sehen, wie die Würzelchen von Sämlingen über Steine, Wurzeln und andere Hindernisse, welche sie im Boden beständig antreffen müssen, hinwegkommen, wurden keimende Bohnen (*Vicia Faba*) so gestellt, dass die Spitzen der Würzelchen beinahe rechtwinkelig oder unter einem hohen Winkel mit darunter liegenden Glasplatten in Berührung kamen ....[1]). Es zeigte sich, dass die Wurzel, anscheinend ohne einen Druck zu ertragen, ausweicht und sachte auf dem Glase weiter wachsend, rückwärts — in der am stärksten wachsenden Region — sich krümmte. Darwin zeigt nun, dass die eingetretene Krümmung nicht das Resultat eines mechanischen Widerstandes gegen das Wachsthum der Wurzel in seiner ursprünglichen Richtung sein könne. Auch eine zweite Erklärung des Phänomens, dass nämlich ein leiser Druck das Wachsthum aufhalte, wurde als unzulässig erkannt, weil diese Ansicht die Krümmung des oberen wachsenden Theils — letztere erfolgt in einer Ausdehnung von 8 bis 10 Millimeter — vollständig unerklärt lässt.

„Wir wurden daher", sagt Darwin weiter, „zu der Vermuthung geführt, dass die Spitze (des Würzelchens) gegen Berührung empfindlich sei, und dass eine Wirkung von ihr aus dem oberen Theile des Würzelchens übermittelt würde, sich von dem berührenden Gegenstande abzubiegen"[2]).

Um die Richtigkeit dieser Vermuthung zu prüfen, wurden an die conischen Enden der Würzelchen von *Vicia Faba* und anderen Pflanzen kleine Stücke von Carton oder von Sandpapier, deren Seite etwa 0·5 Millim. mass, mit einer sehr dicken, rasch festwerdenden Schellacklösung festgeklebt. Es zeigte sich, dass die Würzelchen stets eine Krümmung machten, die sie in eine Richtung brachte, welche der Seite, an welcher der Carton klebte, geradezu entgegengesetzt war.

---

[1]) S. 109 (Orig. S. 129).
[2]) S. 111 (Orig S. 131).

Da die Wurzeln von *Faba* und anderen Keimlingen gewisse spontane Nutationskrümmungen ausführen, so mussten die Cartons so befestigt werden, dass keine Täuschung zu befürchten stand. Denke ich mir einen Keimling von *Vicia Faba* so aufgestellt, dass die Cotylen mir die schmale Seite zuwenden, die Wurzel aber an der von mir abgekehrten Seite liegt und mit der Spitze nach abwärts weist, so krümmt sie sich spontan so, dass sie sich mir im Bogen zuwendet. Es ist dies jene Nutationserscheinung, die Darwin als Sachs'sche Krümmung bezeichnet (s. oben S. 101). Bei der eben beschriebenen Aufstellung wäre es unzweckmässig, die Cartons vorn oder hinten an der Wurzel zu befestigen, weil sich nicht entscheiden liesse, was auf Kosten der Sachs'schen Krümmung und des Geotropismus einerseits und auf Kosten des durch das Experiment eingeführten Einflusses zu stellen ist. Klebt man die Papierstückchen aber rechts oder links an, so kann über die Ursache der Krümmung kein Zweifel bestehen.

Diese Versuche wurden, wie die meisten andern, in Gemeinschaft mit Dr. Molisch wiederholt, und wir können das Phänomen vollauf bestätigen. Wir operirten mit *Vicia Faba*, *Phaseolus multiflorus*, Mais und Erbsen, und unter den mehr als hundert zu unseren Experimenten in Verwendung gestandenen Würzelchen war nicht ein einziges, welches sich nicht stark von der Klebstelle abgewendet hätte.

Wenn ich auch die Thatsache selbst vollauf bestätigen kann, so muss ich doch auch hier in der Erklärung oder, unverfänglicher gesagt, in der ihr Zustandekommen betreffenden Auffassung von Darwin abweichen.

Darwin hat sich auf Grund seiner Versuche die Ansicht gebildet, dass die Wurzel keinen irgendwie nennenswerthen Druck verträgt, nämlich sofort ausweicht, wie sie mit dem Körper, welcher einen Druck auf sie auszuüben vermöchte, in Berührung kömmt. Die aufgeklebten Cartonstückchen können auch thatsächlich kaum einen nennenswerthen Druck ausüben, da sie ja selbst nur wenige Milligramme

schwer sind und zudem ja nur seitlich an dem conischen Ende der Wurzel festgemacht wurden.

Ich konnte aus den mitgetheilten Versuchen nicht die Ueberzeugung gewinnen, dass es die einfache Berührung sei, welche die Wurzel zwang, nach der entgegengesetzten Seite auszuweichen; es schien mir selbst die Frage nicht gelöst, welchem Druck die Wurzel während ihres Wachsthums Widerstand zu leisten im Stande ist.

Warum vermag eine Wurzel in Quecksilber einzudringen, wenn sie über demselben fixirt wird? Warum vermag sie Fliesspapier zu durchbohren? Sie dringt in das Quecksilber ein und man sieht nach Beobachtungen, welche ich an Maiswurzeln anstellte, an der in die Flüssigkeit eingedrungenen Stelle anfänglich keine andere Abweichung vom normalen Charakter, als dass die Wurzelhaare fehlen oder doch wenigstens mit freiem Auge nicht bemerkbar sind. Das Eindringen von Keimwurzeln in weiches Fliesspapier lässt sich, da hierbei jeder chemische Einfluss ausgeschlossen ist, nur unter Annahme mechanischen Druckes verstehen.

Um nun direct den Druck kennen zu lernen, den die wachsende Wurzel verträgt, machte ich folgenden Versuch. Ich liess eine sehr empfindliche Federwage von folgender Einrichtung construiren. Auf einer bogenförmig emporgekrümmten und weiter horizontal gestellten Metallfeder hing ein kleines zartes Metallschälchen, in welches ein Glasplättchen eingefügt war. An dem Schälchen war ein Zeiger befestigt, der in der Nähe einer verticalen Millimetertheilung spielte. Durch Auflegen von Gewichten konnte ermittelt werden, welches Gewicht einem bestimmten Theilstriche entsprach. Ueber dem Schälchen befand sich, auf einer Nadel aufgespiesst, ein Keimling von *Vicia Faba*, dessen Wurzel vor Beginn des Experimentes etwa 1 Millim. über der Glasplatte stand. Die Cotylen des Keimlings wurden mit einem nassen Wattabausch umgeben, für feuchten Raum, Dunkelheit und passende Temperatur war gesorgt und von Zeit zu Zeit wurde beobachtet. Die Wurzel drückte innerhalb der ersten 24 Stunden mit einer Kraft von

0·95 Grm. auf die Unterlage, dann wich sie etwas aus, in Folge der Sachs'schen Krümmung, wobei also eine Seitenfläche mit der Glasplatte des Wagschälchens in Berührung kam, und übte hier im Verlaufe weiterer 24 Stunden noch einen Druck von mindestens 0·34 Grm. auf die Unterlage aus. Der Druck ist gewiss etwas grösser gewesen, denn die Wurzel drückte nicht mehr auf die Mitte des Schälchens und lag schon stark geneigt auf dem Plättchen.

In einem nächsten Versuche, in welchem das Glasplättchen mit nassem Fliesspapier überdeckt war, drückte die Wurzel mit einem Gewichte von 1·4 Grm. auf die Unterlage, ohne sich wegzukrümmen.

Aehnliche Resultate wurden mit Keimlingen von Mais und *Phaseolus multiflorus* erzielt. Der Druck, mit dem die Wurzeln dieser beiden Pflanzen die Unterlagen pressten, entsprach einem Gewichte von 0·75, beziehungsweise 1 Grm.

Durch weitere Experimente wurde zu ermitteln versucht, ob nicht auch horizontal gelegte Wurzeln einen messbaren Druck auszuüben vermögen, ohne von ihrer Richtung abgelenkt zu werden. Keimlinge von *Faba* wurden im feuchten Raume in horizontaler Lage befestigt und ihren Wurzeln trockene Pfropfe im Gewichte von circa 0·75 Grm. und mit nassem Papier umhüllte im durchschnittlichen Gewichte von 1·25 Grm. in den Weg gestellt. Sowohl die trockenen, als die mit nassem Papier umwickelten Pfropfe wurden durch die vorwachsenden Wurzeln weggeschoben mit einer Kraft, die offenbar grösser war, als das Gewicht der Pfropfe, da ja auch die Reibung bei der Verschiebung überwunden werden musste.

Da nun ein im Vergleiche zu dem Gewichte der oben genannten Cartonstückchen sehr beträchtliches Gewicht die Wurzeln nicht veranlasste, sich von der drückenden Fläche abzuwenden, so ist anzunehmen, dass die Wurzelspitze auf Berührung nicht durch Wegkrümmen von der Reizstelle antwortet.

Diese Annahme wurde zur Gewissheit durch folgende Versuche. Es wurden an den conischen Abdachungen der

Wurzelspitzen kleine Holzstückchen und Sandkörnchen vorsichtig angedrückt, von denen viele durch 24 Stunden und länger an der Wurzel adhärirten, ohne Anwendung eines Klebmittels. Die Versuche wurden mit Mais und *Faba* gemacht. Es wurde aber in keinem einzigen Falle ein Abkehren der wachsenden Wurzelregion von der Berührungsstelle weg beobachtet. Es fordern mithin auch die Versuche, in welchen Cartonstückchen oder Sandpapierstückchen an die Wurzel geklebt wurden, eine andere, als die von Darwin gegebene Erklärung; denn es ist aus den von uns angestellten Versuchen zu ersehen, dass die in denselben hervortretenden Effecte nicht auf Druck oder Berührung zurückzuführen sind.

Da als Klebmittel, mit dem die Befestigung der Cartonstückchen auf den Wurzeln erfolgte, eine weingeistige Schellacklösung angewendet wurde, so lag der Gedanke nahe, nachzusehen, welche Wirkung diese allein auf die Wurzel auszuüben vermag. Dies that auch Darwin und fand einen kleinen Effect, den er aber auf Kosten der Berührung des Schellacks mit der Wurzel stellte. Wir fanden, dass alle Wurzelkrümmungen sich ebenso deutlich und scharf vollzogen, ob blos Schellack angewendet wurde oder auf denselben noch ein Cartonstückchen vorsichtig geklebt wurde. Es zeigte sich stets, dass die Stelle, auf welche das Schellacktröpfchen gebracht wurde, zu wachsen aufhörte und die entgegengesetzte Seite der Wurzelspitze convex wurde, da sie noch wuchs. Die hinter der durch das Schellacktröpfchen im Wachsthum aufgehaltenen Stelle gelegene Partie der Wurzel wuchs aber im Vergleiche zur gegenüberliegenden verstärkt und so erfolgte ein Wegkrümmen von der belegten Stelle. Bei mikroskopischer Untersuchung stellte sich heraus, dass die mit Schellack versehene Seite der Wurzelspitze abgestorben war. Wie Darwin fand, ruft auch einseitige Aetzung der Wurzelspitze mittelst salpetersaurem Silber oder ein Abtragen eines Scheibchens der Wurzelspitze den gleichen Effect hervor: es krümmen sich die Würzelchen in der

wachsenden Region von der Wundstelle ab, während die unverletzt gebliebene Seite des Wurzelendes convex wird.

Die jedenfalls sehr merkwürdige Beobachtung Darwin's lässt sich in folgender Weise am naturgemässesten deuten: Wird eine Wurzel an der Spitze einseitig verletzt, so krümmt sich zunächst die unverletzt gebliebene Gegenseite convex, da sie noch wächst oder relativ stärker wächst als die verletzte. Die Wachsthumsfähigkeit jener Seite der Wurzel, deren Spitze verletzt wurde, wird erhöht und dies bedingt ein Wegwenden von der Seite, auf welcher die Verletzung erfolgte.

Belegung mit einem Schellacktröpfchen, Aetzen mit salpetersaurem Silber, Wegschneiden eines Scheibchens; — alle diese Eingriffe wirken in gleicher Weise. Durch einfache Berührung der Wurzelspitze mit einem indifferenten Körper kann ein Wegwenden der Wurzel nicht erzielt werden.

Nach den Erfahrungen, welche man bezüglich der Wachsthumsfähigkeit verletzter Organe sowohl im Pflanzen- als im Thierreiche sammelte, kann die gegebene Erklärung, glaube ich, nicht als eine gezwungene angesehen werden. Ob hier ein Reiz vorliegt, welcher von der verletzten Spitze ausgeht und in der stärker wachsenden Region zum Ausdruck kömmt, oder ob durch die Verletzung der intact gebliebene Theil der Wurzel in einen Zustand geräth, welcher direct die Wachsthumsfähigkeit steigert, ohne dass eine Reizwirkung im Spiele ist, dies soll hier nicht entschieden werden; aber nach Allem, was ich in Betreff der geotropischen und hydrotropischen, an Wurzeln zu constatirenden Eigenschaften im Vorhergehenden mittheilte, scheint die letztere Alternative wohl die grössere Wahrscheinlichkeit für sich zu haben.

Die Entdeckung Darwin's, dass sich von einer Seite her an der Spitze verletzte Würzelchen in der am stärksten wachsenden Region nach der entgegengesetzten Seite krümmen, ist von hohem Werthe. Die biologische Bedeu-

tung dieser Thatsache liegt auf der Hand. Jede tiefer gehende Verletzung der Wurzelspitze, welche letztere den an diesem Organ thätigen Herd der Neubildung von Zellen repräsentirt, wird dahin führen, die Wurzel von jener Seite abzulenken, von welcher die Gefahr kam und weiter droht. Darwin's Entdeckung muss aber eingeschränkt werden, indem eine einfache Berührung der Wurzelspitze eine Wegkrümmung der Wurzel von dem sie berührenden Gegenstande noch nicht zur Folge hat. Eine Berührung bedeutet aber für die Wurzelspitze noch keine Gefahr, wie die Versuche des Eindringens der Wurzeln in Quecksilber, die Durchwachsung von Löschpapier, der oben angeführte, mit der Federwage ausgeführte Druckversuch, endlich die Versuche, in welchen feste Körperchen an die Wurzelspitze angedrückt wurden, lehren.

Die Wurzelspitze verträgt vielmehr unbeschadet einen messbaren und nicht ganz unbeträchtlichen Druck von 1 Gr. und darüber. Vor stärkeren Druckwirkungen ist sie aber geschützt durch die ihr inne wohnende Fähigkeit zu spontaner Nutation (sogenannte Sachs'sche Krümmung). Wird durch starken Druck die Spitze der Wurzel einseitig verletzt, dann krümmt sie sich zweifellos ebenso von dem drückenden Gegenstande weg, wie wenn sie einseitig geätzt oder in anderer Weise verletzt wird.

Diese von Darwin entdeckte Krümmungsform der Wurzeln, durch Verletzung der Spitze veranlasst, ist eine höchst charakteristische mit den übrigen paratonischen Nutationen gar nicht zu verwechselnde Erscheinung, für welche ein passender Ausdruck gefunden werden muss, um sie kurz bezeichnen zu können. Ich schlage vor, sie nach ihrem Entdecker mit dem Namen der Darwin'schen Krümmung zu belegen. —

Was Darwin über das Empfindungsvermögen der Wurzel sagt, namentlich sein Vergleich der Wurzelspitze mit dem Gehirne niederer Thiere stützt sich hauptsächlich auf die in diesem Capitel discutirten Thatsachen, die aber, wie ich glaube gezeigt zu haben, eine andere Deutung erheischen.

Die Wurzelspitze ist ein sehr empfindliches Organ, was auch gar nicht befremden kann, da in ihr die Neubildung der Zellen vor sich geht; und da sie aus den so überaus zarten Meristemzellen besteht, verträgt sie, wie wir gesehen haben, Verletzungen schlecht. Auch die unverletzt gebliebene Partie einer gekappten Wurzel erleidet tiefgehende Veränderungen, die sich zunächst in herabgesetzter Wachsthumsfähigkeit äussern. Damit erklären sich aber die an verletzten Wurzeln zu constatirenden Abweichungen. Und da nach Massgabe der reducirten Wachsthumsfähigkeit decapitirte Wurzeln den äusseren Einflüssen gegenüber reactionsfähig bleiben, so kann nicht angenommen werden, dass alle paratonischen Nutationsbewegungen ausschliesslich von der Spitze ausgehen.

Achtes Capitel.

Spontane Nutationen.

Schon in einem früheren Capitel (S. 20) ist dieser Begriff erläutert worden; im Anschlusse daran wurden die bis jetzt bekannten Formen der spontanen Nutation kurz charakterisirt.

Es scheint auf den ersten Blick, als würde nichts leichter sein, als zu entscheiden, ob eine bestimmte, auf Wachsthum beruhende Krümmungsform eines Pflanzentheils eine spontane oder paratonische Nutation sei. Die Sache ist indess schwieriger, als es den Anschein hat, was auch aus dem Umstande hervorgeht, dass bezüglich der Deutung mancher Fälle von Nutationen die Ansichten der Forscher noch getheilt sind.

Ich muss hier gleich einen solchen zweifelhaften Fall besprechen. Die hakenförmige Krümmung von Sprossenden ist Jedermann bekannt. Man denke an die Weinrebe, an den sogenannten wilden Wein (*Ampelopsis hederacea*). Wie an den Keimlingen von Bohnen finden wir hier das die Endknospe tragende Astende hakenförmig gekrümmt.

Darwin hält alle diese Krümmungen für spontane, durch Epinastie, d. i. durch verstärktes Wachsthum der Oberseite hervorgerufen und führt mich als Gewährsmann einer anderen Ansicht an, derzufolge die Hakenkrümmung stets durch das Uebergewicht des die Endknospe tragenden Zweigstückes hervorgerufen werden soll. Darwin bezeichnet diese Ansicht geradezu als irrig[1]). Es ist das einzige Mal,

---

[1]) S. 230 (Orig. p. 272).

dass der berühmte Autor meinen Beobachtungen widerspricht. Ich bemerke aber gleich, dass ich blos für einige concrete Fälle diese Behauptung aufstellte, und weil meine Auffassung den Thatsachen vollkommen entspricht, auch aufrecht halten muss. Diese Fälle beziehen sich auf das Ueberhängen der Sprossenden des Haselstrauchs (*Corylus Avellana*), der Ulme (*Ulmus*; und zwar an allen von mir beobachteten Species deutlich zu sehen, sehr gut auch an *Ulmus campestris*), ferner des Weinstocks und des wilden Weins [1]).

Nicht alle Fälle des Nickens von Zweig- und Sprossenden halte ich für Belastungsphänomene, vor allem nicht das Nicken von Epicotylen und Hypocotylen. Wenn ich meine auf die vier genannten Gewächse bezugnehmenden Beobachtungen hier vorführe, so geschieht es nicht, um die Richtigkeit derselben zu vertheidigen, sondern um den Beweis zu liefern, dass Krümmungsformen an wachsenden Pflanzentheilen vorkommen, die der Augenschein mit Sicherheit als spontane Nutationen erklärt und die doch durch äussere Kräfte hervorgerufen werden. Diese Fälle und ein später noch mitzutheilender geben uns die Hoffnung, die spontanen Nutationen, die uns vollkommen räthselhaft sind, einmal auch erklären zu können, derzeit können wir aber nicht mehr, als sie beschreiben.

Ich beginne mit dem eclatantesten Falle, mit der Ulme. Alle jungen Sprosse sind an den Enden nach abwärts geneigt. Ich habe auf meinen Spaziergängen wohl Tausende von Zweigen angesehen, ich habe darunter aber auch nicht einen einzigen gefunden, der nicht nach abwärts nickte. An stark wachsenden Sprossen ist das Abwärtshängen des Zweigendes auffällig, an langsam wachsenden aber doch noch immer deutlich zu sehen. Betrachtet man den Spross genau

---

[1]) Untersuchungen über den Heliotropismus, vorläufige Mittheilung. Sitzungsberichte der kais. Akad. der Wissensch. zu Wien Bd. 81, p. 15 und 16. Auf die Stelle auf p. 16 bezieht sich Darwin. Ausführlicher habe ich über diese Erscheinungen erst in meiner Monographie, 2. Theil, S. 28, referirt, die Darwin erst nach dem Drucke seines Buches kennen lernte.

so bemerkt man, dass das Zweigende ganz weich ist und der Last der grossen am Ende desselben stehenden Blätter nachgiebt. Alle Sprossen hängen nach der Lichtseite des Baumes über. Dies erklärt sich folgendermassen: der oberste, also jüngste Sprosstheil ist weich und in diesem Zustande weder heliotropisch, noch geotropisch krümmungsfähig; später werden die Gewebe steifer und reagiren auf Licht und Schwere. So kömmt es, dass die Sprosse sich aufrichten und etwas gegen das Licht vorneigen. Dies bedingt aber das Ueberhängen des jüngsten, noch weichen Sprosstheiles nach der Lichtseite des Baumes hin.

Weniger deutlich giebt sich die Ursache des Nickens der Zweigenden am Haselstrauche zu erkennen. Zur Zeit der üppigsten Vegetation freilich sieht man fast an jedem Spross, die weichen Endtheile, ganz so wie bei der Ulme, nach der Lichtseite gewendet, überhängen, und man überzeugt sich durch die Weichheit der Endglieder des Sprosses leicht davon, dass es die relativ schweren dort befindlichen Blätter sind, welche diese Erscheinung hervorrufen. Aber im Frühlinge und gegen den Herbst zu, wenn das Wachsthum der Sprosse verlangsamt von statten geht, nicken die Zweige wenig oder gar nicht. Dies erklärt sich durch Kürze der weichen, biegungsfähigen Theile der Zweige. Bei den meisten Holzgewächsen — ich nenne als Beispiele nur die Ahorne und die *Cornus*-Arten — ist das stets vorhandene weiche, biegungsfähige Zweigende im Vergleiche zum eigenen Durchmesser zu kurz, als dass ein Nachabwärtshängen des jungen Sprosstheiles eintreten könnte.

Ich komme nun zu *Ampelopsis*. Die höchst auffällige hakenförmige Krümmung der Zweigenden ist in der verschiedenartigsten Weise gedeutet worden: von Hofmeister als negativ heliotropische Erscheinung, von anderen als spontane Nutation. Letztere Auffassung theilt auch Darwin. Ich gab vor Jahren beide Möglichkeiten zu, bis ich mich durch eine lange Reihe von Versuchen überzeugte, dass auch hier nur ein Ueberhängen des weichen Zweigendes vorliegt. Stelle man seine Beobachtungen im Sommer, zur Zeit des üppigsten

Wachsthums an, an Orten, wo die Pflanze üppig gedeiht, so sieht man alle jungen Sprossenden nach abwärts gekehrt Die Stengelenden sind weich und lang, so dass selbst die geringe daselbst befindliche Last (Laubknospe) ein starkes Nicken hervorruft. Während bei der Ulme die Weichheit des Sprossendes allmälig schwindet, tritt beim wilden Weine sehr früh ein Starrwerden der gekrümmten Spitze ein. Schon dieser Umstand kann leicht zu der irrthümlichen Annahme leiten, man habe hier eine spontane Nutation vor sich, noch mehr wird man in dieser Meinung durch das nach eintretender Erhärtung der Gewebe erfolgende Fortschreiten der Krümmung unterstützt. Es geht der abwärts gerichtete Theil des Hakens häufig weit über die Verticale hinaus. Dies ist aber nach meiner Auffassung nichts anderes, als Zugwachsthum, dadurch hervorgerufen, dass das während der Krümmung erhärtende Gewebe an seiner convexen Seite einem Zuge, an der concaven Seite einem Drucke unterworfen ist, erstere Seite mithin, wie wir oben (S. 137) gesehen haben, relativ stärker wachsen muss. Später wird auch diese Krümmung durch negativen Geotropismus ausgeglichen.

Wie augenfällig bei raschem Wachsthum die Abwärtskrümmung der Zweigenden ist, dafür will ich ein schlagendes Beispiel anführen. An einer nach Südost gelegenen, mit *Ampelopsis* überdeckten Wand zählte ich zur Zeit üppigster Vegetation (Anfangs Juni) 341 in Laubentwicklung begriffene Sprosse, von denen nicht ein einziger eine andere als die beschriebene Lage hatte. Die hakenförmige Krümmung lag durchaus in einer Verticalebene, die Endknospe war nach unten gekehrt.

Während man also unter günstigen Wachsthumsbedingungen die Ursache der Hakenkrümmung der *Ampelopsis*-Sprosse leicht auffinden kann, wenn man nur die Erscheinung vom Beginne aus verfolgt, ist es im Frühlinge und gegen den Herbst zu viel schwieriger, dies festzustellen. Desgleichen an kümmerlich vegetirenden Exemplaren. Bei verlangsamtem Wachsthum ist die weiche, biegungsfähige Strecke des Sprosses gewöhnlich zu kurz, um die Hakenkrümmung zu erlau-

ben, oder so wenig weich, dass schon grössere Lasten, als die Endknospe nöthig wären, um eine kräftige Abwärtsbiegung möglich zu machen. Diese Strecke geht bald in den geotropisch und heliotropisch krümmungsfähigen Zustand über und nimmt dann allerdings Lagen an, welche eine mit der gewöhnlichen Hakenkrümmung sehr verschiedene Orientirung zeigen. Exemplare, welche man absichtlich zu kümmerlicher Entwicklung zwingt, bringen Sprosse mit aufrechten Enden hervor, welche bei einseitiger Beleuchtung etwas gegen die Lichtquelle vorgebeugt sind. Stellt man die noch wachsthumsfähigen Sprosse solcher Pflanzen horizontal, so krümmen sie sich deutlich geotropisch aufwärts.

Ich habe noch einen anderen Beweis für meine Auffassung vorzuführen. Dreht man einen üppig vegetirenden Zweig von *Ampelopsis* mit nach abwärts gekehrtem Sprossende um 180°, so dass der Haken jetzt nach aufwärts sieht, und fixirt man den Zweig in dieser Lage, so findet man, dass zunächst alle Blätter sich wenden und dass dann das neu nachgewachsene Sprossende wieder nach abwärts gekehrt ist. Das kann doch keine spontane Nutation sein, sondern ist eine Krümmung, welche sichtlich durch die Lage des Sprosses bedingt wird. Positiver Geotropismus ist hier selbstverständlich auszuschliessen, desgleichen negativer Heliotropismus, was daraus hervorgeht, dass auch etiolirte Sprossenden nach abwärts nicken. Die Weichheit des jungen, den Haken bildenden Zweigstückes führt dann sofort auf die richtige Deutung des Phänomens.

Nach diesen Thatsachen kann es wohl keinem Zweifel mehr unterliegen, dass bei *Ampelopsis* keine spontane Nutation vorliegt, sondern dass die hakenförmige Krümmung der wachsenden Zweigenden ein Belastungsphänomen ist, welches durch Zugwachsthum gefördert wird.

So weit meine Beobachtungen reichen, finden sich beim Weinstocke dieselben Verhältnisse vor. Doch steht mir in Betreff dieser Pflanze nicht jene — ich darf wohl sagen tausendfältige — Erfahrung zu Gebote, wie beim wilden Wein.

Die bei *Ampelopsis* gewonnenen Resultate müssen uns bei Beurtheilung der sogenannten spontanen Nutation vor-

sichtig machen. Wahrscheinlich steckt hinter der Hakenkrümmung von Sprossenden noch manches andere Phänomen, welches auf ähnliche Weise, wie wir es bei *Ulmus*, *Corylus* und *Ampelopsis* kennen lernten, auf äussere Ursachen zurückzuführen ist.

Die Formen der spontanen Nutation sind sehr mannigfaltige. Wir wollen in aller Kürze von den einfachsten zu den complicirtesten fortschreiten. Die einfachste Form der spontanen Nutation ist offenbar jenes Phänomen, welches wir oben (S. 22) als unterbrochene Nutation kennen lernten. Ein Stengelglied biegt sich an der Stelle, wo die Achselknospe steht, im Winkel ab und bedingt so eine zickzackförmige Gestalt des Stengels. An Wicken (namentlich an *Vicia Cracca*) Linden, Ulmen, Rosen und zahlreichen anderen Gewächsen ist diese Erscheinung leicht aufzufinden. Sie kömmt dadurch zu Stande, dass in einer einzigen schmalen Zone des Stengels einseitig ein verstärktes Wachsthum eintritt. Es wächst die der Knospe, oder wenn man will, die dem Blatte zugekehrte Seite stärker, als die entgegengesetzte. Ich habe vielfache Versuche angestellt, um zu entscheiden, ob diese unterbrochene Nutation nicht durch äussere Kräfte hervorgerufen werde. Ein Druck seitens der Knospe dürfte nicht im Spiele sein, denn ich sah auch dann die Stengelglieder sich vom Blatte abwenden, wenn die Achselknospe abortirte. Auch die künstliche Entfernung der Knospe hindert den Stengel nicht, seine Winkelbewegung zu machen. Auf andere negative Resultate, die ich diesbezüglich erhielt, will ich nicht weiter eingehen. Kurzum, ich muss diese Zickzackbildung der Stengel als spontane Nutationsform betrachten. Darwin hat diese Art der Nutation nicht in seine Untersuchungen einbezogen.

An dieselbe schliessen sich Epinastie und Hyponastie an. Hier ist es eine Seite eines Stengels oder überhaupt eines Organs, welches im Vergleiche zur Gegenseite begünstigt wächst. Wir haben diese Form der spontanen Nutation schon oben bei Betrachtung des sogenannten Transversalheliotropismus (s. auch S. 21) näher kennen gelernt.

Die Hakenkrümmung der Zweig- und überhaupt Sprossenden wird von Darwin als eine durch Epinastie zu Stande gekommene spontane Nutationsform aufgefasst. Sie hat — so weit sie thatsächlich eine spontane Wachsthumserscheinung ist — mit der Epinastie das gemeinschaftliche, dass das verstärkte Wachsthum blos an einer Seite erfolgt. Allein die Epinastie setzt den Unterschied von Ober- und Unterseite des Organs voraus. Nur tritt diese Hakenkrümmung eben auch an verticalen Sprossen auf und hier ist es nun eine der Seiten — die Vorder- oder Hinterseite des Organs — welche begünstigt wächst. Ich habe dieser Erscheinung den Namen einfache Nutation gegeben.

Diese einfache Nutation kömmt aber gar selten in der Natur vor. Betrachtet man beispielsweise die Keimlinge von Bohnen, Wicken, Sonnenblumen, überhaupt alle dicotylen Sämlinge, so wird man bei sorgfältiger Beobachtung fast immer finden, dass die nutirenden Stengel eigentlich doppelt gekrümmt sind. An die obere hakenförmige Krümmung schliesst sich nach unten eine schwächere, entgegengesetzte Krümmung an, so dass der ganze gekrümmte Stengel die Gestalt eines *S* hat. Ich habe dieser weitverbreiteten Form der Nutation den Namen undulirende Nutation[1]) gegeben.

Hier liegt der merkwürdige Fall vor, dass die Art der spontanen Krümmung von der Entwicklungsstufe des wachsenden Pflanzentheils abhängig ist. Zur Versinnlichung der hier stattfindenden Krümmungsweise wollen wir uns einen Bohnenkeimling in's Gedächtniss rufen. Stelle ich den Keimling so, dass der Stengel (Epicotyl) vertical steht, und drehe ich ihn so, dass die beiden Keimblätter mit ihren freien Enden nach mir sehen, so finde ich das nickende Sprossende gleichfalls mir zugewendet. Die mir zugekehrte Stengelseite nenne ich die Vorder-, die entgegengesetzte die Hinterseite. Da der untere Stengeltheil convex gegen mich gewendet ist,

---

[1]) Ueber einfache, unterbrochene und undulirende Nutation s. Wiesner: Die undulirende Nutation der Internodien. Ein Beitrag zur Lehre vom Längenwachsthum der Pflanzenstengel. Sitzungsberichte der kais. Akad. der Wiss., Bd. 77 (Wien 1878).

so kann ich die Wachsthumsweise des Keimstengels in folgender Weise ausdrücken: Im jüngsten Stengeltheile (Spitze) wächst die Hinterseite verstärkt, sodann kömmt eine neutrale Zone und in einer noch älteren (tieferen) Region wächst die Vorderseite stärker als die Hinterseite. Oder: jede Zone eines Stengelgliedes wächst anfänglich an der Hinterseite stärker, dann vorn und rückwärts gleich stark, endlich kehrt sich das ursprüngliche Verhältniss um.

Die undulirende Nutation vollzieht sich häufig strenge in einer Ebene, aber nicht immer in jener einfachen Form, die ich bis jetzt in Betracht gezogen. Bei manchen Pflanzen, z. B. bei Wicken (*Vicia sativa*) und Erbsen bilden sich innerhalb eines Internodiums zwei, drei und mehr Krümmungen. An Keimlingen beider Pflanzen lässt sich diese complicirtere Form der undulirenden Nutation sehr schön zur Anschauung bringen, wenn man sie im schwachen, constant von einer Seite einfallenden Lichte erzieht. Sie wachsen dann der Lichtquelle zu, aber in continuirlichen, sehr deutlichen Undulationen. Man hat diese Wellenkrümmungen schon früher gelegentlich beobachtet, glaubte aber dieselben auf den Wechsel von Tag und Nacht zurückführen zu müssen. Man stellte sich nämlich vor, dass der aufsteigende Bogen der Krümmung dem Geotropismus und die mehr in die Richtung des Lichtes fallende auf Heliotropismus zu stellen sei und meinte, dass die Aufwärtskrümmung Nachts und die Vorwärtskrümmung tagsüber erfolge. Allein dies ist nicht richtig. Lässt man die Keimlinge bei unausgesetzter Wirkung einer Gasflamme oder bei völligem Lichtausschluss wachsen, so tritt die Wellenkrümmung ebenso schön ein, wie im schwachen Tageslichte. Wir haben es also hier zweifellos mit einem etwas complicirten Fall von undulirender Nutation zu thun.

Wächst ein Bohnenkeimling unter günstigen Bedingungen weiter, so wird die *S*-Form des Stengels ausgeglichen. Die Geradstreckung ist auf negativen Geotropismus und auf verstärktes gleichmässiges Längenwachsthum zurückzuführen. Bei Wicken und Erbsen wird unter günstigen Wachsthumsbedingungen die mehrfache Krümmung vollkommen ausge-

glichen. Bei weniger günstigen Bedingungen, unter anderen häufig auch im Finstern trotz starkem Wachsthum, bleibt sie erhalten. Dies ist einfach durch frühzeitiges Erlöschen des Wachsthums zu erklären. Während nämlich nach erfolgter Wellenkrümmung verstärktes Wachsthum eintritt, welches, da es allseitig gleichmässig verlaufend, die Undulationen ausgleicht, sinkt hier die Wachsthumsgeschwindigkeit plötzlich und es kann eine Geradstreckung nicht mehr eintreten.

Ich habe schon bemerkt, dass die undulirende Nutation sich häufig nur in einer Ebene vollzieht. Dieses einfache Verhalten scheint mit der an solchen Stengeln stets vorkommenden, sehr einfachen — nämlich gegenüberstehenden — Anordnung der Blätter zusammenzuhängen, und man geräth leicht auf den Gedanken, dass bei complicirter Anordnung der Blätter die undulirende Nutation in die revolutive übergehe. Jedenfalls geht die Krümmung dann aus der Ebene in den Raum über. Da indess auch Schlinggewächse mit gegenständigen Blättern existiren, z. B. der Hopfen, so ist ersichtlich, dass die Annahme, die revolutive Nutation entstehe aus der undulirenden durch Complication der Blattstellung, nicht allgemeine Richtigkeit haben könne. Ich werde im nächsten, der Circumnutation gewidmeten Capitel zeigen, dass hinter der undulirenden Nutation sich Krümmungsformen wachsender Stengel verbergen, welche sichtlich den Uebergang zur revolutiven Nutation bilden. Immerhin scheint es mir erlaubt, die undulirende Nutation als einen Uebergang von der einfachen Nutation — zu der man, ungezwungen, auch die Epinastie und Hyponastie rechnen kann — zur revolutiven zu betrachten.

Ich habe die einzelnen Formen der spontanen Nutation etwas genauer geschildert, weil dies für die folgende kritische Behandlung der Circumnutation nothwendig erscheint.

Neuntes Capitel.

Circumnutation.

Ich komme nun zu dem wichtigsten Theile meines Gegenstandes, zur Discussion jener nach Darwin allen wachsenden Pflanzentheilen und manchen schon ausgewachsenen zukommenden Urbewegung, welcher er den Namen Circumnutation gegeben hat.

Alle diese Pflanzentheile sollen aus inneren Ursachen kreisende Bewegungen durchmachen, die allerdings ihrer Langsamkeit halber direct nicht sichtbar sind, die aber nach einfachen Methoden in Erscheinung zu bringen sein sollen.

Darwin hat eine grosse Zahl von Wurzeln, Stengeln und Blättern in dieser Richtung untersucht und ihre Circumnutationen graphisch dargestellt. Alle Nutationsbewegungen, sowohl die spontanen als die paratonischen, sollen nichts anderes als Modificationen dieser Urbewegung sein. Letzteres hält er für so sicher, dass er auch dort, wo Circumnutation von ihm direct nicht beobachtet wurde, wie z. B. bei den Pilzen, eine solche dennoch annimmt, wenn nur die betreffenden Pflanzentheile Heliotropismus oder Geotropismus zeigen.

Es werden in diesem Capitel zwei Fragen zu beantworten sein: 1. Hat die Circumnutation jene fast allgemeine Verbreitung im Pflanzenreiche, welche Darwin ihr zuschreibt? 2. Sind sämmtliche paratonische und spontane Nutationen thatsächlich nur als abgeleitete Bewegungsformen der Circumnutation zu betrachten?

Ich beschränke mich auf die Beantwortung dieser Fragen und verzichte aus schon früher (S. 26) angeführten Gründen darauf, zu untersuchen, ob nicht gewisse Variationsbewegungen als Fälle von Circumnutation anzusehen sind, wie z. B. nach Darwin der Schlaf der Blätter, (nyctitropische Bewegung), die Tagstellung gewisser Blätter u. n. a.

I. Methode der Untersuchung.

Keine dieser beiden Fragen kann mit Sicherheit beantwortet werden, wenn nicht früher die Methoden, nach welchen Darwin die Circumnutation bestimmt, einer Kritik unterworfen worden sind, und wenn nicht seine Beobachtungsweise, falls selbe nicht hinreichende Garantieen bezüglich der Sicherheit der Resultate gewähren sollte, durch eine verlässliche Methode ersetzt worden ist.

Darwin beschreibt die von ihm zur Bestimmung der Circumnutation angewendeten Verfahren mit folgenden Worten[1]: „In Töpfen wachsende Pflanzen wurden ganz gegen das Licht geschützt oder erhielten das Licht von oben oder von einer Seite, wie es der Fall erforderte, und wurden von oben durch eine grosse horizontale Glasplatte mit einer andern senkrechten Platte an der einen Seite bedeckt. Ein Glasfaden, nicht dicker als ein Pferdehaar, und von einem bis drei Viertel Zoll Länge wurde an den zu beobachtenden Theil mittelst in Alkohol aufgelösten Schellacks befestigt. Wir liessen die Lösung so weit verdunsten, bis sie so dick wurde, dass sie in zwei oder drei Secunden hart wurde und sie verletzte niemals die Gewebe, selbst nicht die Spitzen zarter Würzelchen, auf welchen sie applicirt wurde. An das Ende des Glasfadens wurde ein ausserordentlich kleines Tröpfchen schwarzen Sigellacks gekittet, unter oder hinter welchem ein Stückchen Carton mit einem schwarzen Punkte an einem in die Erde gesteckten Stock befestigt wurde. Das Gewicht des Fadens war so unbedeutend, dass selbst kleine Blätter nicht merkbar niedergedrückt wurden. Eine

[1]) S. 5—6 (Orig. p. 6—8).

andere Methode, wo keine bedeutende Vergrösserung der Bewegung erfordert würde, soll sofort beschrieben werden. Der Lacktropfen und der Punkt auf dem Carton wurden durch die horizontale oder verticale Glasscheibe (je nach der Stellung des Gegenstandes) beobachtet, und wenn das eine genau das andere deckte, wurde ein Punkt auf die Glasscheibe mit einem scharf zugespitzten, in dicke Tusche eingetauchten Stäbchen gemacht. Weitere Punkte wurden in kurzen Zwischenräumen gemacht und diese dann durch gerade Linien verbunden. Die auf diese Weise gezeichneten Figuren waren daher winkelig. Wenn aber alle ein oder zwei Minuten Punkte gemacht worden wären, würden die Linien mehr gekrümmt sein, wie es eintrat, wenn man die Würzelchen ihren eigenen Lauf auf berussten Glasplatten zeichnen liess. Die Punkte genau zu machen, war die ganze Schwierigkeit und erforderte einige Uebung. Auch konnte dies nicht völlig genau gemacht werden, wenn die Bewegung stark vergrössert wurde, s. B. 30mal und mehr. Aber selbst in diesem Falle konnte man sich auf den allgemeinen Gang der Bewegung verlassen.

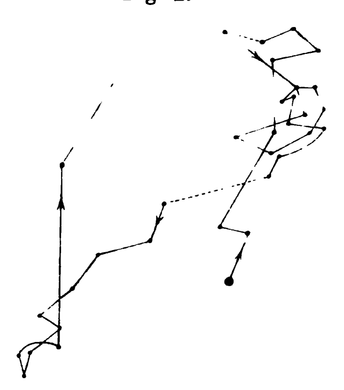
Wenn keine bedeutende Vergrösserung der Bewegung erfordert wurde, wurde eine andere und in manchen Beziehungen noch bessere Methode der Beobachtung befolgt. Diese bestand darin, dass zwei Dreiecke sehr kleinen Papiers, ungefähr $^{1}/_{20}$ Zoll hoch, an die beiden Enden des angehefteten Glasfadens befestigt wurden, und sobald ihre Spitzen in eine Linie gebracht wurden, so dass sie sich einander deckten, wurden wie vorhin Punkte auf die Glasscheibe gemacht . . . . .“ Bezüglich der directen Zeichnung der Bewegung circumnutirender Wurzeln bemerke ich, dass Darwin die Wurzeln auf in geneigter Lage fixirten, vorher berussten Glastafeln wachsen liess, wobei unregelmässige, hin und her gehende Linien erzielt wurden, welche die Bewegung in roher Weise und selbstverständlich ohne Vergrösserung wiedergaben[1]).

---

[1]) Siehe Fig. 18, 19 und 21 auf S. 23 und 24 (Orig. p. 29 u. 30).

Eines der Darwin'schen Diagramme bringe ich in beistehender Zeichnung[1]) zur Anschauung. Die Figur ist genau nach dem Original copirt, es zeigt dieselbe die Circumnutation eines Würzelchens von *Brassica oleracea* nach seiner Methode auf einer horizontalen Glasplatte gezeichnet. Der Versuch dauerte 60 Stunden; die Bewegung des Fadenendes (Lacktropfen) giebt die angebliche Bewegung der Wurzelspitze in 40maliger linearer Vergrösserung an.

Fig. 2.



Circumnutation des Würzelchens, auf einer horizontalen Glasplatte verfolgt vom 31. Jan. 9. a. m. bis 2. Febr. 9. p. m. Bewegung des Lacktropfens am Ende des Fadens ungefähr 40mal vergrössert.

Die P.eile geben die Richtung der Bewegung an, die punktirte Linie bezeichnet die Pause in der Beobachtung während der Nacht. (Nach Darwin.)

Besondere Vorsichten in Betreff der Aufstellung der Apparate giebt Darwin nicht an. Ich überzeugte mich aber, dass, wenn es sich um die Fundamentalversuche handelte, welche entscheiden sollten, ob in gewissen Fällen eine Circumnutation stattfindet oder nicht, auf die Aufstellung sehr Bedacht genommen werden müsse, damit nicht kleine Erschütterungen und zufällige Bewegungen der Versuchspflanzen zu irrthümlichen Beobachtungen Veranlassung geben.

Bei allen meinen feineren diesbezüglichen Experimenten erfolgte die Aufstellung der Versuchspflanzen und Apparate entweder auf einem gemauerten Postamente oder auf einem solid in der Mauer befestigten Brette, wie es zur Aufstellung von analytischen Wagen dienlich ist. In einigen besonders wichtigen Fällen wurden die betreffenden Versuchsobjecte auf ein tief fundirtes Steinpostament, welches zur Aufstellung feinster Präcisionsinstrumente bestimmt ist, gebracht.

---

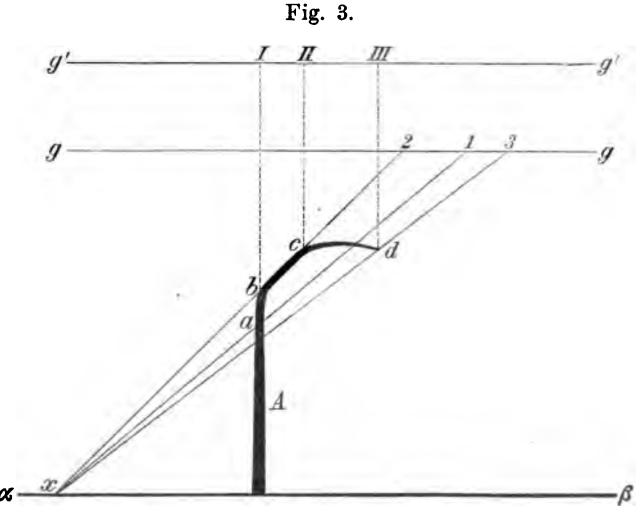
[1]) Fig. 1, S. 8 (Orig. p. 31).

Darwin's Methode zur Bestimmung der Circumnutation besteht in der Zeichnung einer schiefen Projection des sich bewegenden Punktes und kann deshalb keine genaueren Resultate geben. Eine scharfe vergrösserte Wiedergabe der Bewegung beabsichtigte der Autor auch nicht. Er hielt die Methode für annäherungsweise richtig und wählte sie wegen der leichten und bequemen Handhabung.

Allein diese Methode ist doch mit einigen sehr groben Fehlern behaftet, welche zu ganz irrthümlichen Vorstellungen über die Bewegung der Pflanzentheile führen können.

Flüchtig besehen, möchte man glauben, dass die von Darwin gezeichneten Diagramme die Bewegungen in einer dem natürlichen Fortschreiten der Pflanzentheile sehr ähnlichen Weise wiedergeben, dass z. B. jede Vorwärts- oder Rückwärtsbewegung als solche im Diagramme ausgedrückt ist. Allein dies ist nicht der Fall. Beistehende Figur wird die

Fig. 3.



Fehler der Methode sofort anschaulich machen. In derselben bedeutet A den zu beobachtenden Pflanzentheil, z. B. eine nach aufwärts gekehrte Wurzel, x ist der Fixpunkt, der zum Visiren dient, gg die Glasplatte, auf welcher die Aufzeichnung des Diagramms erfolgt. Nehme ich an, dass A bis a herange-

wachsen ist, so erhalte ich beim Visiren den Punkt 1 auf der Glastafel. Wächst der Pflanzentheil bis *b*, so erhalte ich den Punkt 2, und es scheint, als würde die Spitze nach rückwärts gegangen sein, während sie doch ganz gerade aufwärts wuchs. Man sieht also, dass die Darwin'sche Methode das ganz gerade Wachsthum gar nicht anzeigt, und dies ist wohl der Hauptgrund, warum ihm kein völlig gerade aufwärts sich bewegender wachsender Pflanzentheil untergekommen ist, und er zu dem Ausspruche verleitet wurde, dass alle wachsenden Theile circumnutiren. — Denke ich mir nun weiter, der Pflanzentheil wüchse so weit, bis die Spitze auf *c* steht, so bekomme ich als Projection wieder den Punkt 2, und es gewinnt den Anschein, als hätte sich der Pflanzentheil gar nicht bewegt. Dies ist ein weiterer Nachtheil seiner Methode. Wächst nun die Pflanze bis *d*, so erhalte ich den Punkt 3. Die Spitze der Pflanze bewegte sich also nach aufwärts und vorne, das Diagramm giebt aber an, dass sie zuerst nach rückwärts (von 1 auf 2) und dann nach vorne (von 2 auf 3) gegangen sei.

Ich habe diese Methode dahin abgeändert, dass ich auf die Glastafel ein einfaches Diopter, nämlich ein innen geschwärztes, mit zwei Fadenkreuzen versehenes Rohr setzte, welches eine vollkommen verticale Visur zulässt; dasselbe wurde über die Glasfläche hinbewegt, bis der zu beobachtende Punkt mit den beiden Kreuzungen der Fäden zusammenfiel. Ich gewinne so eine genaue horizontale Projection jener Punkte, welche die Richtung der Bewegung markiren. Um den beobachteten Punkt auf der Glastafel zu fixiren, gehe ich in zweierlei Weise vor. Das Diopter ist aus Metall gearbeitet und endet unten in einer breiten metallenen, genau kreisförmigen Platte, deren Mittelpunkt mit der Projection der Kreuzung der Fäden zusammenfällt. Am Rande der Platte sind an Stellen, die um 90° von einander abstehen, Punkte eingravirt. Uebertrage ich dieselben auf die Glastafel mit Tusche und verbinde ich sie durch gerade Linien, so bekomme ich im Schnittpunkte beider Linien die horizontale Projection des zu suchenden Punktes. Die Constructionslinien werden, um

das zu zeichnende Diagramm nicht zu verundeutlichen, alsbald entfernt. In der obigen Figur (2) geben die Punkte I, II, III die Projection der Endpunkte des nach aufwärts und vorne wachsenden Pflanzentheiles *A* an. Man sieht, dass eine genau verticale Bewegung nach dieser Methode nicht angezeigt wird, indem vertical übereinander stehende Punkte die gleiche horizontale Projection geben. Durch Zeichnung der verticalen Projection kann diesem Uebelstande abgeholfen werden. Kömmt es nicht darauf an, dass der beim Aufwärtswachsen zurückgelegte Weg genau ermittelt wird, will man blos wissen, ob die Pflanze vertical in die Höhe wuchs, so kann man durch ein nebenher gezeichnetes Diagramm, nach Darwin's Methode entworfen, dies constatiren. Erhalte ich z. B. bei zwei aufeinander folgenden Beobachtungen genau denselben Punkt, so kann die Pflanze entweder im Wachsthum in der Zwischenzeit völlig stille gestanden sein, oder sie wuchs in die Höhe (ohne Circumnutation). Giebt ein nebenher entworfenes Darwin'sches Diagramm eine rückwärtsschreitende Bewegung an, so weiss man, dass die Spitze der Pflanze sich thatsächlich in die Höhe bewegte, fallen aber auch hier die beiden Punkte zusammen, so folgt, dass der Pflanzentheil thatsächlich in der Zeit von der einen Beobachtung zur andern nicht wuchs.

Einfacher als die hier angegebene Markirungsmethode ist folgende. Ueber der ersten Glasplatte und genau parallel zu ihr befindet sich eine zweite $g' g'$. Das Diopter wird zwischen beiden Platten auf den fraglichen Punkt eingestellt. Ist dies geschehen, so kann man auf der oberen Glasplatte den Punkt mit voller Sicherheit fixiren und durch Tusch bezeichnen.

Ich nenne diese Art, die Bewegung wachsender Pflanzentheile graphisch darzustellen, im Nachfolgenden kurz die Diagramm-Methode. Meine Art, die Diagramme zu zeichnen, liefert allerdings nicht so starke Vergrösserungen, wie die Darwin'sche. Dafür lässt sich jeder Punkt genau zeichnen und giebt stets die wahre Richtung des sich bewegenden Pflanzentheils an.

Ich habe diese Methode nur bei Untersuchung von grösseren, derberen Organen in Anwendung gebracht, weil ich die Meinung hege, dass die einseitige, wenn auch noch so gering erscheinende Last des angebrachten Glasfadens oder der Borste in Folge der continuirlichen Einwirkung möglicherweise Störungen hervorruft und auch das Ankleben des Fadens vielleicht nicht ohne Einfluss auf das Versuchspflänzchen ist. Deshalb habe ich allerdings bei Prüfung der Keimlinge von *Vicia Faba*, *Phaseolus multiflorus* etc. die Diagramm-Methode in Anwendung gebracht, nicht aber bei so zarten Sämlingen, wie Kohl, Kresse, Saatwicke oder gar bei Wurzeln.

In all' den letztgenannten Fällen nahm ich die Prüfung direct unter Mikroskop vor bei 30—40maliger linearer Vergrösserung. Ich benützte in der Regel die Hartnack'schen Objective 3 oder 4, mit dem Mikrometerocular 2 combinirt. Um zur Aufstellung der Versuchspflänzchen Raum zu erhalten, nahm ich die Mikroskopröhre aus der Hülse heraus und befestigte sie auf einem besonderen massiven Stativ, an dem sie durch Schub auf und ab bewegt werden konnte. Die Versuchspflanze wurde einfach unter das Objectiv geschoben und aus freier Hand eingestellt. Eine besondere Beleuchtungsvorrichtung war unnöthig, da die Brennweite der genannten Objective gross genug ist, als dass nicht das Versuchsobject bei Aufstellung im Tages- oder im Gaslichte gehörig beleuchtet gewesen wäre. An der Pflanze wurde entweder die Vegetationsspitze beobachtet oder ein bestimmter Punkt des Organs, der durch Tusche oder anderweitig vorher aufgetragen wurde. Die Details der Versuchsanstellung, namentlich die etwas umständlichen Proceduren, welchen Pflanzen, deren Wurzeln auf ihre Bewegung geprüft werden sollten, unterworfen werden mussten, werde ich unten, bei Vorführung der Experimente, auseinandersetzen. Dort komme ich auch noch auf die schon oben angedeuteten Versuche Darwin's, die Circumnutationen der Wurzeln von diesen selbst auf berusste Glastafeln schreiben zu lassen, zurück.

Ich habe mir sehr viel Mühe gegeben, eine Methode ausfindig zu machen, welche die Pflanze zwingen soll, ihr

Wachsthum continuirlich und vergrössert zu registriren. Ich erhielt aber doch nur so rohe und zum Theil unverlässliche Resultate, dass ich es lieber unterlasse, die an und für sich auch etwas complicirte Versuchsanstellung hier mitzutheilen.

II. Circumnutiren die Enden aller wachsenden Pflanzentheile?

1. Versuche mit Wurzeln.

Um die Circumnutation der Wurzeln darzuthun, macht Darwin zunächst folgenden Versuch. Es werden die Wurzeln von Keimpflanzen längs einer nicht ganz verticalen — etwa 70—80° gegen den Horizont geneigten — Glasfläche, welche vorher durch Berauchen mittelst einer Terpentinölflamme mit einer Russschichte überzogen wurde, wachsen gelassen. Zum Versuche dienten Keimlinge der Rostkastanie, (*Aesculus hippocastanum*), von *Phaseolus multiflorus*, *Vicia Faba* u. a. m.[1]). Es zeigte sich, dass die Wurzeln, indem sie längs der Glastafel hinabwuchsen, nicht etwa, ihrer Hauptwachsthumsrichtung entsprechend, in gerader Richtung den Russ abwischten, sondern in schwachen, aber zumeist gut erkennbaren Windungen, woraus der Schluss gezogen wird, dass die Spitze des Würzelchens in einer kreisenden — genauer gesagt — in einer schraubenförmigen Bewegung nach abwärts wuchs. Auch wurde beobachtet, dass manchmal die Wurzeln in Unterbrechungen den Russ abwischen, was sich wieder ganz gut durch Circumnutation erklären liess. Es hob sich nämlich zeitweilig die Wurzel von der Glasplatte ab und kam, nachdem sie ein Stück weiter wuchs, abermals mit dem Russ in Berührung, welcher nun wieder, eine kleine Strecke lang, durch die Wurzel abgetragen wurde.

Ich wiederholte den Versuch, wobei ich, gleich Darwin, mit grösster Sorgfalt auf die Einhaltung der günstigsten Vegetationsbedingungen Bedacht nahm. Die Versuchspflänzchen befanden sich im absolut feuchten Raume, bei günstigster Wachsthumstemperatur und waren vor Licht voll-

[1]) S. 22 ff. (Orig. p. 28 ff.).

kommen geschützt. Ich machte meine Versuche mit Keimwurzeln von *Vicia Faba* und *sativa*, *Phaseolus multiflorus*, Kohl und Mais. Die Wurzeln der verschiedenen Versuchspflanzen zeigten ein gleiches Verhalten.

Einige der Wurzeln verhielten sich beim Schreiben ihres Wachsthums auf der berussten Fläche wie es Darwin angab, namentlich fand ich nicht selten die in den Russ gezeichneten Spuren unterbrochen. Wo aber nur ein sehr dünner Russüberzug die Glasplatte überdeckte, sah ich fast durchgängig den Streifen im Russ, welcher freigelegt wurde, ganz gerade und vollkommen continuirlich. Ich glaube in dem Russ selbst die Ursache des zeitweiligen Abwendens der Wurzel von der Glasfläche annehmen zu dürfen. In dieser Meinung wurde ich auch noch dadurch bestärkt, dass ich sah, wie die in dicker Russschichte vorwachsende Wurzelspitze die Masse vor sich herschob, worauf sie sich erhob, um nach einiger Zeit wieder den Russ zu berühren. Wahrscheinlich wirkt der Russ, wenn er in beträchtlicher Menge auf der Glasplatte vorhanden ist, durch gewisse chemische Bestandtheile auf die Wurzelspitze ein, und zwingt sie so, sich von der Stelle, wo die Einwirkung erfolgte, abzuwenden, wie sie sich wegwendet, wenn sie mit Schellacklösung oder salpetersaurem Silber in Berührung kömmt oder durch Schnitt einseitig verletzt wird. Ich sehe in der auf Russ erfolgenden Abkrümmung die Erscheinung der Darwin'schen Krümmung.

Diese Krümmung der Wurzeln lässt sich nun vollkommen ausschliessen, wenn man folgendermassen vorgeht. Ich siegelte auf einer Glasplatte, die durch einen rückwärts angekitteten Holzstab eine Neigung von 80° gegen den Horizont erhielt, Korkscheiben an, auf welchen Keimpflänzchen durch Nadeln so befestigt wurden, dass die Würzelchen in nahezu verticaler Lage die Glasplatte berührten. Vorher bestäubte ich die Platte mit Bärlappsamen (*semen lycopodii*) in dünner Schichte, so dass darunter gelegener Druck noch vollkommen deutlich gesehen werden konnte. Die so beschickte Platte wurde durch einen innen mit nassem Filter-

papier ausgekleideten Sturz überdeckt, der in eine Wasserschichte tauchte. Für Lichtabschluss wurde gesorgt, desgleichen für passende Temperatur. Ich habe in dieser Weise Versuche mit allen oben genannten Pflänzchen angestellt und fand durchaus, dass die Wurzeln gerade wuchsen und völlig gerade und ununterbrochene Spuren in dem feinen Bestäubungsmittel hervorriefen. Aus diesem Versuche schliesse ich, dass, wenn eine Circumnutation an Wurzeln besteht, selbe in so kleinen Schwingungen sich zu erkennen geben müsse, dass sie direct nicht zur Anschauung gebracht werden kann.

Um nun zu entscheiden, ob die Wurzeln circumnutiren, schien es mir nach den eben mitgetheilten Erfahrungen am zweckmässigsten, das Wachsthum derselben mittelst der Loupe oder, wenn es nöthig sein sollte, mit Zuhilfenahme des Mikroskops zu verfolgen.

Ich stellte Keimpflanzen von Mais, Bohne und *Faba* in feuchtem Raume in Gefässen mit planparallelen Wänden so auf, dass die Wurzeln entweder genau nach aufwärts oder nach abwärts sahen, stellte sie im Finstern bei einer Temperatur von 22—23° C. auf, und betrachtete sie von Zeit zu Zeit mit einer Loupe von 4maliger linearer Vergrösserung. Die Wurzeln standen etwa 3—4 Millimeter hinter der Glaswand des Gefässes, auf welchem ein feiner verticaler Tuschstrich gezeichnet war, um etwaige Lageveränderungen der Wurzeln genauer bemerken zu können.

Ich fand, dass die nach abwärts gekehrten Wurzeln in anscheinend verticaler Richtung nach abwärts wuchsen. Von einer seitlichen Ablenkung konnte ich nichts wahrnehmen. Die Wurzeln hingegen, welche nach oben gerichtet waren, neigten sich nach einiger Zeit nach einer Seite hin, sie behielten, indem sie sich weiter krümmten, die angenommene Richtung, alsbald war die schliesslich nach abwärts gerichtete, zweifellos geotropische Krümmung so deutlich geworden, dass sie sich dem freien Auge zu erkennen gab.

Weitere Versuche unternahm ich mit der bekannten Brücke'schen Loupe, welche sich ihrer grossen Brennweite

halber für derartige Beobachtungen besonders empfiehlt. Die Vergrösserung war eine 12malige. Die nach abwärts gerichteten Wurzeln schienen allerdings von der verticalen Lage etwas abzuweichen, allein bei der Dicke der Versuchsobjecte liess sich dies mit Bestimmtheit nicht feststellen. Die nach aufwärts gerichteten Wurzeln gaben auch nicht mehr zu erkennen, als in den früheren Versuchen mit der schwach vergrössernden Loupe wahrnehmbar war.

Ich entschloss mich nun, das Mikroskop zu Hilfe zu nehmen. Ich benützte ein Hartnack'sches Mikroskop, und zwar die Combination Objectiv Nr. 3 und Ocular Nr. 2 mit Mikrometer. Die Vergrösserung ist für mittlere Sehweite eine 32malige, die Entfernung eines Theilstrichs des Mikrometers vom nächsten entsprach der Grösse von 0·016 Millimeter. Zu diesen Versuchen mussten Keimlinge mit zarten Wurzeln genommen werden. Ich wählte Keimlinge von Kohl und Saatwicke, deren Würzelchen eine Länge von 1—2 Centimeter hatten.

Die Pflänzchen wurden durch einen nassen Wattepfropf in ein Glasröhrchen von 3—4 Millim. innerem Durchmesser eingepasst und die Würzelchen möglichst genau in die Axe des Rohres gebracht. Hierauf schloss ich die entgegengesetzte Oeffnung des Glasrohrs durch einen losen, gleichfalls durchnässten Wattepfropf. Die Würzelchen befanden sich im feuchten Raume und Sauerstoff konnte wohl ohne Hemmung zutreten. Mit Jolly'schem Kitte wurden die Glasröhrchen auf den Mikroskoptisch festgemacht, und so lange verschoben, bis die Würzelchen bei horizontaler Lage der Mikroskopröhre genau vertical standen. Der Jolly'sche Kitt erlaubte eine so feine Verschiebung des Rohres, als dies durch das Auge nur immerhin controlirt werden konnte. Die Theilung des Mikrometers machte eine sehr genaue Verticalstellung des Würzelchens möglich. Das Mikroskop lag auf einem tief fundirten Postamente in völlig fixer Lage, Erschütterungen konnten mithin keine Störung des Experimentes herbeiführen. Die Ablesung erfolgte in bestimmten Zeitabschnitten. In der Zwischenzeit war das Mikroskop von einem

undurchsichtigen Recipienten bedeckt. Die herrschende Temperatur schwankte zwischen 22—24° C.

Versuche mit Kohlsämlingen. Länge des Würzelchens 15 Millimeter. Richtung der Wurzel genau nach aufwärts[1]). Ablesung von 5 zu 5 Minuten. Nach 35 Minuten hatte sich die Wurzelspitze nach einer Seite hin gewendet, und zwar um 18 Theilstriche (= 0·288 Millimeter). Darauf kehrte sie um und erreichte nach 65 Minuten wieder ihren ursprünglichen Stand, ging aber über diesen hinaus und krümmte sich nunmehr weiter, bis die Spitze nach abwärts gekehrt war, was aber begreiflicher Weise nicht mehr durch das Mikroskop bemerkt werden konnte. Solange sie im Gesichtsfelde hin- und herschwankte, liess sie keine merkliche Ablenkung von der Verticalen erkennen. Die Schwankung, welche wohl kaum genau in einer Ebene sich vollzog, ist also eine sehr geringe gewesen; sie lässt sich auch leicht, wenigstens annähernd, berechnen. Setzt man nämlich die abgelesene Länge des Weges, den die Wurzelspitze von der verticalen Stellung bis zu dem Punkte, auf welchem sie umkehrte, gleich dem Stücke eines Kreisbogens, dessen Halbmesser der Länge der Wurzel entspricht, so beträgt der Bogen, den die Spitze durchlief, blos etwa 1 Grad. Freilich ist es fraglich, ob der Krümmungsmittelpunkt mit dem Grunde der Wurzel zusammenfällt, nämlich mit jener Stelle, wo letztere an den Hypocotyl grenzt. Dass die Krümmung sich nicht in der Nähe der Wurzelspitze vollzieht, geht aber aus der fast parallel zu sich selbst gehenden Bewegung der Wurzel hervor. Welches aber auch immer der Krümmungsradius sein mag, die absolute Länge der Schwingung ist eine ganz geringe gewesen, sie beträgt kaum den dritten Theil eines Millimeters.

Bei einem nächsten Versuche, den ich ausführlicher beschreiben will, betrug die Wurzellänge genau 20 Millim. Die Wurzel wurde vertical, mit der Spitze nach abwärts gestellt.

---

[1]) Thatsächlich; im Mikroskop erschien sie natürlich umgekehrt.

Im Beginne des Versuchs stand die Wurzelspitze auf dem Theilstrich 0.

	stand die Wurzelspitze auf dem Theilstriche	
Nach 5 Min.	5	erste Schwingung (rechts)
„ 10 [1]) „	10	
„ 15 „	5	zweite Schwingung (links)
„ 20 „	5	
„ 25 „	0	
„ 30 „	0	
„ 35 „	— 3 [2])	
„ 40 „	5	dritte Schwingung (rechts)
„ 50 „	5	
„ 55 „	10	
„ 60 „	10	
„ 65 „	10	
„ 70 „	10	
„ 75 „	10	
„ 80 „	13	
„ 85 „	13	
„ 90 „	10	vierte Schwingung (links)
„ 95 „	10	
„ 100 „	5	
„ 105 „	5	
„ 110 „	5	
„ 115 „	5	
„ 120 „	5	
„ 125 „	3 [3])	
„ 130 „	3	

[1]) Immer vom Beginne des Versuchs an gerechnet.

[2]) d. h. 3 Theilstriche von 0 aus in entgegengesetzter Richtung (links).

[3]) Da die Wurzelspitze an der Grenze des Gesichtsfeldes angelangt war, so wurde eine neue Einstellung nöthig. Die Röhre wurde so weit verschoben, dass die Wurzelspitze etwa in der Mitte des Gesichtsfeldes und wieder auf Theilstrich 3 stand.

Von nun ab wuchs die Wurzel genau vertical nach abwärts durch 2 Stunden. Hierauf wurde der Versuch unterbrochen. Der Gesammtausschlag der Bewegung beträgt 16 Theilstriche (von — 3 bis 13), d. i. 0·25 Millimeter.

Die Wurzel zeigte bei weiterer Entwickelung deutlich jene spontane Nutationskrümmung, welche Darwin als Sachs'sche Krümmung bezeichnet. Dies legt den Gedanken nahe, dass die Schwingung, welche während der Beobachtung stattfand, nach einer Seite hin durch Nutation, nach der andern Seite hin, nämlich von rechts zur Verticalen, durch Geotropismus hervorgerufen werde. Zeitweilig giebt der Geotropismus, zeitweilig die spontane Nutation den Ausschlag. Diese Auffassung, dass gewisse Formen der Circumnutation zusammengesetzte Bewegungen sind, und die für Stengel später genau begründet werden wird, gewinnt für unsern speciellen Fall dadurch an Wahrscheinlichkeit, dass zeitweilig die schwingende Bewegung völlig unterbrochen erscheint. Während dieses Stillstandes halten sich, so darf man annehmen, Geotropismus und spontane Nutation das Gleichgewicht und die Wurzel wächst gerade weiter.

In einem nächsten Versuche durcheilte die vertical nach aufwärts gekehrte Wurzelspitze in 36 Minuten einen Weg von 48 Theilstrichen, kehrte nicht mehr um, sondern krümmte sich nach und nach vertical nach abwärts.

Ich theile aus den zahlreichen, mit diesen Pflanzen angestellten Versuchen den folgenden mit, welcher von allen meinen Beobachtungen noch am meisten für Darwin's Auffassung zu sprechen scheint.

Die Wurzel hatte eine Länge von 17 Millimeter und war nach abwärts gekehrt. Nach den ersten 10 Minuten ging die Spitze um 0·12 Millimeter nach rechts, in den nächsten 20 Minuten um 0·13 Millimeter nach links, wuchs hierauf durch 35 Minuten genau vertical, bewegte sich durch 35 Minuten nach links um 0·085 Millimeter, wuchs dann wieder, ohne merklich auszuweichen, gerade. Genau betrachtet, ging die Schwingung auch hier von rechts nach links fast

gar nicht (nämlich bloss um etwa 0·01 Millimeter) über die Verticale hinaus.

Alle mit Kohlpflänzchen angestellten Versuche zeigen, dass dem Geotropismus zeitweilig eine andere Kraft entgegenwirkt und da die Schwingungen aus der Verticalen fast nur nach einer Seite hin gerichtet sind, so ist mit Rücksicht auf eine thatsächlich vorhandene spontane Nutation der Wurzel es höchst wahrscheinlich, dass diese es ist, welche dem positiven Geotropismus entgegenarbeitet.

Versuche mit Keimlingen der Saatwicke. Die Versuchsanstellung war genau dieselbe, wie bei den Kohlpflänzchen. Die Resultate fielen ähnlich aus, nur ging die Zurückschwingung weiter über die Verticale hinaus, wie bei Kohl. Doch sieht man auch hier deutlich, dass die Schwingung nach einer Seite beträchtlicher ist, als nach der entgegengesetzten.

So wurde in einem Versuche gefunden: Ausschlag vom Nullpunkt nach rechts 0·12, nach links 0·32 Millimeter. Der Weg, den die Wurzelspitze während des Schwingens nach rechts und links zurücklegt, misst nahezu einen halben Millimeter.

In einem anderen Falle: Ausschlag nach rechts 0·092, nach links 0·25.

Ich benützte diese Versuchspflanze, um die Frage zu entscheiden, in welcher Region das Schwingen der Wurzel sich vollzieht. Zu diesem Behufe wurden die Versuche nun in der Weise abgeändert, dass die Würzelchen innerhalb der Glasröhre bis zu einer bestimmten Länge rundum mit feuchter Watte umgeben wurden, um eine etwaige daselbst stattfindende Bewegung hintanzuhalten. Die Schwingungen fielen gleich aus, ob eine 20 Millimeter lange Wurzel bis zur Hälfte (8—10 Millim.) mit Watte umgeben wurde oder nicht, zum Beweise, dass in der am stärksten wachsenden Region der Wurzel der Ort zu suchen ist, wo die sogenannte Circumnutation sich vollzieht. Lässt man nur 2—4 Millimeter der Wurzelspitze frei, so sieht man wohl auch hin und wieder Krümmungen an derselben eintreten, die aber mit den schwin-

genden Bewegungen nichts zu thun haben. Man sieht auch bei den Schwingungsversuchen die Wurzelspitze etwas gekrümmt, z. B. nach rechts; geht die Wurzel aber dann nach links, so wird diese Krümmung dabei nicht ausgeglichen. Nie habe ich gesehen, dass bei der Rückschwingung die Krümmung in die entgegengesetzte sich verwandelt hätte.

Um nicht zu ermüden, werde ich weitere Details nicht mittheilen. Ich will nur noch bemerken, dass ich auch einige Versuche in ähnlicher Weise wie Darwin ausführte, nämlich an die mit der Spitze nach aufwärts gerichtete Wurzel einen feinen Glasfaden anklebte und die Spitze desselben in der oben angegebenen Weise verfolgte. Die Bewegungen der Wurzeln erschienen nach Ausweis dieser Prüfungsart viel unregelmässiger als bei directer mikroskopischer Beobachtung, und beispielsweise wurde von mir niemals ein genau senkrechter Wuchs wahrgenommen, was bei den früher mitgetheilten Beobachtungen zeitweilig nicht selten constatirt werden konnte. Ich schliesse daraus, dass das Befestigen des Glasfadens und das Gewicht desselben nicht ohne Einfluss auf das Wachsthum der Wurzel sind und, wie ich glaube annehmen zu dürfen, hier Zugwachsthum einleiten. Wenn ich bei stark nutirenden Wurzeln den Glasfaden in der Nutationsebene befestigte, so näherte sich die Bewegung oft einer in Richtuug der Nutationsebene gestreckten Figur. Hingegen zeigten sich Ablenkungen in darauf senkrechter Richtung, wenn der Faden senkrecht auf die Nutationsebene befestigt wurde. Es ist auch nicht unmöglich, dass auch das zur Befestigung des Fadens benützte Klebmittel (Schellacklösung) eine Störung hervorrief. Immerhin scheint gerade bei so zarten, empfindlichen Organen, wie es die Wurzeln sind, die von Darwin angewendete Methode nicht vorwurfsfrei zu sein. Ich werde deshalb in der Zusammenfassung der bei Untersuchung der Wurzeln erhaltenen Resultate hauptsächlich auf jene Beobachtungen Rücksicht nehmen, die ich mit Zuhilfenahme des Mikroskops erhielt.

Da Darwin die Ansicht geäussert hat, dass die Circumnutation die Wurzeln befähigen soll, beim Vorwärtsdrin-

gar nicht (nämlich bloss um etwa 0·01 Millimeter) über die Verticale hinaus.

Alle mit Kohlpflänzchen angestellten Versuche zeigen, dass dem Geotropismus zeitweilig eine andere Kraft entgegenwirkt und da die Schwingungen aus der Verticalen fast nur nach einer Seite hin gerichtet sind, so ist mit Rücksicht auf eine thatsächlich vorhandene spontane Nutation der Wurzel es höchst wahrscheinlich, dass diese es ist, welche dem positiven Geotropismus entgegenarbeitet.

Versuche mit Keimlingen der Saatwicke. Die Versuchsanstellung war genau dieselbe, wie bei den Kohlpflänzchen. Die Resultate fielen ähnlich aus, nur ging die Zurückschwingung weiter über die Verticale hinaus, wie bei Kohl. Doch sieht man auch hier deutlich, dass die Schwingung nach einer Seite beträchtlicher ist, als nach der entgegengesetzten.

So wurde in einem Versuche gefunden: Ausschlag vom Nullpunkt nach rechts 0·12, nach links 0·32 Millimeter. Der Weg, den die Wurzelspitze während des Schwingens nach rechts und links zurücklegt, misst nahezu einen halben Millimeter.

In einem anderen Falle: Ausschlag nach rechts 0·092, nach links 0·25.

Ich benützte diese Versuchspflanze, um die Frage zu entscheiden, in welcher Region das Schwingen der Wurzel sich vollzieht. Zu diesem Behufe wurden die Versuche nun in der Weise abgeändert, dass die Würzelchen innerhalb der Glasröhre bis zu einer bestimmten Länge rundum mit feuchter Watte umgeben wurden, um eine etwaige daselbst stattfindende Bewegung hintanzuhalten. Die Schwingungen fielen gleich aus, ob eine 20 Millimeter lange Wurzel bis zur Hälfte (8—10 Millim.) mit Watte umgeben wurde oder nicht, zum Beweise, dass in der am stärksten wachsenden Region der Wurzel der Ort zu suchen ist, wo die sogenannte Circumnutation sich vollzieht. Lässt man nur 2—4 Millimeter der Wurzelspitze frei, so sieht man wohl auch hin und wieder Krümmungen an derselben eintreten, die aber mit den schwin-

nenen Resultaten und nach den Spuren zu urtheilen, welche sie in einer zarten, auf einer Glasplatte befindlichen Bärlappschichte hinterlassen, nur ganz unmerkliche seitliche Bewegungen. Ob diese kleinen Schwingungen den Wurzeln bei der Aufsuchung passender Bahnen im Boden zugute kommen, wie Darwin meint, halte ich nicht für wahrscheinlich; ich gehe indess auf diese Frage hier nicht weiter ein.

3. Wenn man auf die Orientirung der zum Versuche benützten, vertical aufgestellten Wurzeln nicht Rücksicht nimmt, so findet man gewöhnlich, dass die Wurzelspitze nach einer Seite hin stärker als nach der andern schwingt. Stellt man aber die Wurzeln so auf, dass die Nutationsebene dem Gesichtsfelde parallel läuft, so tritt dies meist mit grösster Schärfe hervor, und man beobachtet nicht selten, dass die Wurzelspitze aus der Verticalen nach einer Seite hin sich bewegt, dann in die verticale Lage zurückkehrt, worauf sich das Spiel noch mehrmals wiederholen kann. Aus diesem Verhalten, ferner aus dem zeitweilig völlig geraden Wuchs der Wurzeln lässt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit abnehmen, dass die sogenannte Circumnutation der Wurzeln eine combinirte Bewegung ist, einerseits durch spontane Nutation, anderseits durch Geotropismus hervorgerufen, die abwechselnd das Uebergewicht gewinnen oder sich gegenseitig völlig aufheben.

Doch spielen bei den von Darwin beobachteten Bewegungen der Wurzeln noch andere Momente mit, nämlich in dem nicht vollkommen gleichen Bau der Wurzeln begründete Störungen und wahrscheinlich auch Zugwachsthum.

4. Es ist die unterhalb der Spitze gelegene, am stärksten wachsende Partie der Wurzel, von welcher deren schwingende Bewegungen ausgehen.

2. Versuche mit Stengeln.

Ich habe auch bei der Prüfung dieser Organe auf Circumnutation zweierlei Wege eingeschlagen, die directe mikroskopische Beobachtung und die oben geschilderte Diagrammmethode. Erstere Methode ist selbstverständlich die genauere,

ich beginne deshalb mit den auf diese Weise unternommenen Untersuchungen.

Legt man die Vegetationsspitzen von vollkommen orthotropen Stengeln frei, befestigt man die älteren, in stärkerem Wachsthum befindlichen Theile der betreffenden Organe so, dass sie auf die Bewegung keinen Einfluss ausüben können, schliesst man das Licht aus und sorgt man endlich dafür, dass die Vegetationsspitze im feuchten Raume sich befindet, so kann man je nach der Pflanzenart zweierlei Beobachtungen machen. Entweder es bewegt sich die Spitze in horizontaler (seitlicher) Richtung nur ganz wenig und dann ganz und gar regellos, oder es ist ein Rhythmus in der Bewegung mehr oder minder deutlich erkennbar. Von den Schlinggewächsen, deren Stammspitzen in revolutiver Bewegung begriffen sind, wobei aber die im Wachsthum befindlichen Internodien mitwirken, sehe ich hier gänzlich ab.

Stengel mit völlig geradem Wuchse gehören häufig in die erste Kategorie. So fand ich z. B. an den Vegetationsspitzen der *Hartwegia comosa*, ferner an *Allium*-Arten (*A. Cepa*, *Porrum*) nach tagelanger Beobachtung eine ganz unmerkliche Bewegung in horizontaler Richtung. Die Spitze ging um einige Hundert Millimeter nach rechts oder links, vorn oder hinten in ganz irregulärer Folge. Sehr viele Keimlinge von Gräsern zeigen anfänglich ein ähnliches Verhalten, z. B. Maissämlinge; später biegen sie sich, wahrscheinlich in Folge des Einflusses der nach aussen strebenden Blätter, abwechselnd nach der einen und dann nach der entgegengesetzten Seite. Die Vegetationsspitzen kräftig wachsender Balsaminen (*Impatiens Balsamina*) rücken hin und her, aber ausserordentlich langsam, die Ausschläge betragen gleichfalls nur einige Hundertelmillimeter. Fast völlig gerade nach aufwärts entwickelte sich die Knospe von *Peperomia trichocarpa*. In diesen Fällen wächst der Stengel im Dunkeln gerade aufwärts, kleine Störungen, welche in der eben nicht mathematischen Gleichheit der die Vegetationsspitze constituirenden Zellen begründet sind, abgerechnet. Es giebt

mithin wachsende Pflanzenstengel, welche sicherlich gar nicht circumnutiren.

Jene Keimstengel, welche in undulirender Nutation begriffen sind, zeigen ein anderes Verhalten. Wenn man die nutirende Spitze junger Kohlkeimlinge bezüglich ihrer Wachsthumsrichtung prüft, was am besten dadurch geschieht, dass man an der Krümmungsstelle unterhalb der Cotylen ein kleines Pünktchen mit Tusche oder noch besser mit Tinte macht und einen bestimmten Theil des entstandenen Fleckes unter Mikroskop verfolgt, so sieht man deutlich, dass dieses Pünktchen und mithin die nutirende Spitze sich genau in der Nutationsebene bewegt, und zwar in der Richtung von der Spitze der Cotylen nach hinten. Die Geschwindigkeit der Bewegung nimmt zu, steigt auf ein Maximum und fällt dann wieder, und wenn das Stengelstück, das anfänglich die horizontale Richtung hatte, sich in Folge fortschreitender undulirender Nutation vertical gestellt hat, geht die Bewegung sogar in die entgegengesetzte über. Der absolute Werth dieser entgegengesetzten Bewegung trägt aber so wenig aus, dass er auf den Gang der Bewegung des oberen Theils fast gar nicht influirt. Während, wie wir gleich sehen werden, an Stengeln mit undulirender Nutation häufig eine in der Nutationsebene vor sich gehende, hin- und hergehende Bewegung wahrnehmbar ist, habe ich eine solche an der nutirenden Spitze von *Brassica* niemals beobachtet.

Um eine Vorstellung zu geben, mit welcher Geschwindigkeit der an der nutirenden Spitze von *Brassica* markirte Punkt sich bewegte, führe ich folgende Zahlen an. Die Pflänzchen wurden so aufgestellt, dass die Nutationsebene des Keimlings vertical und parallel zu dem im Ocular befindlichen Glasmikrometer stand; die Cotylen waren nach rechts gewendet. Der Punkt bewegte sich im Mikroskope nach rechts, in Wirklichkeit aber in entgegengesetzter Richtung und stets genau in der Richtung des Massstabes. Der Versuch wurde bei Ausschluss des Lichtes angestellt. Die zur Beobachtung nöthige Beleuchtung rief keine Spur einer heliotropischen Krümmung hervor.

ich beginne deshalb mit den auf diese Weise unternommenen Untersuchungen.

Legt man die Vegetationsspitzen von vollkommen orthotropen Stengeln frei, befestigt man die älteren, in stärkerem Wachsthum befindlichen Theile der betreffenden Organe so, dass sie auf die Bewegung keinen Einfluss ausüben können, schliesst man das Licht aus und sorgt man endlich dafür, dass die Vegetationsspitze im feuchten Raume sich befindet, so kann man je nach der Pflanzenart zweierlei Beobachtungen machen. Entweder es bewegt sich die Spitze in horizontaler (seitlicher) Richtung nur ganz wenig und dann ganz und gar regellos, oder es ist ein Rhythmus in der Bewegung mehr oder minder deutlich erkennbar. Von den Schlinggewächsen, deren Stammspitzen in revolutiver Bewegung begriffen sind, wobei aber die im Wachsthum befindlichen Internodien mitwirken, sehe ich hier gänzlich ab.

Stengel mit völlig geradem Wuchse gehören häufig in die erste Kategorie. So fand ich z. B. an den Vegetationsspitzen der *Hartwegia comosa*, ferner an *Allium*-Arten (*A. Cepa*, *Porrum*) nach tagelanger Beobachtung eine ganz unmerkliche Bewegung in horizontaler Richtung. Die Spitze ging um einige Hundert Millimeter nach rechts oder links, vorn oder hinten in ganz irregulärer Folge. Sehr viele Keimlinge von Gräsern zeigen anfänglich ein ähnliches Verhalten, z. B. Maissämlinge; später biegen sie sich, wahrscheinlich in Folge des Einflusses der nach aussen strebenden Blätter, abwechselnd nach der einen und dann nach der entgegengesetzten Seite. Die Vegetationsspitzen kräftig wachsender Balsaminen (*Impatiens Balsamina*) rücken hin und her, aber ausserordentlich langsam, die Ausschläge betragen gleichfalls nur einige Hundertelmillimeter. Fast völlig gerade nach aufwärts entwickelte sich die Knospe von *Peperomia trichocarpa*. In diesen Fällen wächst der Stengel im Dunkeln gerade aufwärts, kleine Störungen, welche in der eben nicht mathematischen Gleichheit der die Vegetationsspitze constituirenden Zellen begründet sind, abgerechnet. Es giebt

hat, er mit sehr grosser Genauigkeit aufwärts wächst. So fand ich an einem wachsenden Stengel, dass der Endpunkt der Borste durch 6 Stunden hin- und hergehende Bewegung anzeigte, worauf er in der Projection durch 24 Stunden auf einem Punkte stehen blieb. Innerhalb dieser Zeit wuchs aber der Stengel um 1·4 Centimeter in die Höhe. In der Stengelzone, an welcher die Borste befestigt war, fand mithin durch 6 Stunden eine hin- und hergehende, in den darauffolgenden 24 Stunden eine völlig gerade Wachsthumsbewegung statt.

Keimlinge von der Sonnenblume (*Helianthus annuus*) zeigten ein ähnliches, aber doch wieder insofern abweichendes Verhalten, als die Bewegungen in der Nutationsebene schon sehr auffällig durch andere in senkrechter oder schiefer Lage auftretende Ablenkungen beeinflusst wurden.

Noch grösser erscheinen die Unregelmässigkeiten bei Keimlingen von *Phaseolus multiflorus*. Im Grossen und Ganzen bewegt sich ein bestimmter Punkt des wachsenden Epicotyls in der Nutationsebene nach vorn und hinten, dazu kommen aber seitliche, hauptsächlich nach einer Richtung gehende Ablenkungen, so dass man hier wohl einen Uebergang von der undulirenden zur revolutiven Nutation vor sich hat. —

Alle bisher mitgetheilten Ergebnisse stützen sich auf Versuche, welche bei Ausschluss des Lichtes und mit vertical aufgestellten Stengeln ausgeführt wurden. Ruft man in orthotropen Stengeln Heliotropismus oder Geotropismus, oder gleichzeitig beide hervor, oder orientirt man in undulirender Nutation befindliche Stengel gegen Licht und Schwerkraft so, dass die Ebene grössten ungleichseitigen Wachsthums mit der Nutationsebene nicht zusammenfällt, so ergiebt sich eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit der Bewegung, und nunmehr treten uns jene Circumnutationen, nämlich jene nach den verschiedensten Richtungen hin- und hergehenden Bewegungen wachsender Pflanzentheile, welche D a r w i n in grosser Zahl in seinem Werke veröffentlicht hat, entgegen.

Als Beleg für die eben mitgetheilten Ergebnisse meiner auf Stengel bezugnehmenden Untersuchungen führe ich einige Einzelbeobachtungen an, die ich aus meinen Aufzeichnungen heraushebe.

Keimlinge der Fichte (*Albies excelsa*). Dieselben nutiren anfänglich, die Cotylen sind nach abwärts geneigt. Ein Keimling, der eben zu nutiren aufhörte, an dem nämlich durch das freie Auge keine Neigung mehr wahrzunehmen war, und der in diesem Entwicklungsstadium 41 Millimeter Höhe hatte, wurde im Finstern aufgestellt. Mit einer horizontal aufgestellten, zehmal vergrössernden Loupe, welche auf den Gipfel des hypocotylen Stengelgliedes gerichtet wurde, von Zeit zu Zeit beobachtet, liess sich keine Ablenkung von der Verticalen nachweisen, obwohl dieser Theil noch um etwa 5 Millimeter in die Höhe wuchs.

Ein anderer Keimling von 32 Millimeter Höhe, welcher nach oben merklich nutirte, wurde, nachdem ein feiner Glasfaden am Stengel befestigt wurde, so aufgestellt, dass er senkrecht zur Nutationsebene Licht erhielt. Als Lichtquelle diente eine Gasflamme von constanter Leuchtkraft. Der Versuch wurde in der Dunkelkammer angestellt. In der ersten halben Stunde machte er eine Bewegung in der Nutationsebene von 0·7 Millimeter[1]), ging in der darauffolgenden Stunde unter einer Neigung von durchschnittlich 45° gegen die Lichtquelle zu, wobei die absolute Weglänge etwa 1 Millimeter betrug, und bewegte sich dann durch 4 Stunden geradlinig gegen das Licht. Die zweitgenannte Bewegung ist offenbar auf das Zusammenwirken von Nutation und Heliotropismus zurückzuführen.

Keimlinge von Kohl. Zwei centimeterhohe Pflänzchen wurden so aufgestellt, dass der eine (*a*) das Licht in der Richtung der Nutationsebene, der zweite (*b*) in einer darauf senkrechten Richtung empfing. Die Beobachtung erfolgte mit Zuhilfenahme des Mikroskops bei 32maliger Ver-

[1]) Diese Werthe sind aus dem Diagramme abgeleitet und geben nur die horizontale Projection der zurückgelegten Wege.

grösserung. *a* bewegte sich genau im Lichteinfalle nach vorne, *b* in einer starken Neigung gegen das Licht. Die Bewegung war indess keine geradlinige. In der ersten halben Stunde ging der Keimling quer durch das Gesichtsfeld, nämlich vollkommen der Richtung der Nutationsebene folgend. In den nächsten 20 Minuten kreuzte sein Weg den Lichtstrahl unter einem Winkel von 20—40°. In dieser Zeit hatte der Heliotropismus die Nutation grösstentheils überwunden. Hierauf erfolgte die Bewegung in einer Zickzacklinie, indem die Richtung einmal mehr dem Lichte, dann wieder mehr der Nutationsbewegung folgte.

Keimlinge von *Vicia sativa.* Ein senkrecht zur Nutationsebene beleuchteter Keimling bewegte sich fast ebenso geradlinig dem Lichte zu, als ein in der Richtung desselben beleuchteter, nur langsamer. Der Unterschied bestand darin, dass ersterer den Weg in einer sehr flachen, kaum merklichen Schlangenlinie beschrieb. Die Bewegung wurde durch Zeichnung des Diagrammes bestimmt.

Keimlinge von *Helianthus annuus.* Mit Keimlingen dieser Pflanze wurde eine grosse Zahl von Versuchen durchgeführt, die alle dasselbe Resultat ergaben. Ein Pflänzchen, dessen Hypocotyl 9 Millimeter hoch war, wurde unter ein 32mal vergrösserndes Mikroskop gebracht, nachdem an der Nutationsstelle ein zartes Pünktchen mit Tinte gemacht wurde. Während ein Tuschpünktchen einen zusammenhängenden Fleck bildet, besteht eine mit Tinte gezeichnete Marke aus mehreren kleinen Pünktchen oder hat doch eine unregelmässig zerrissene Gestalt; man kann dann leicht auf eine bestimmte Stelle das Glasmikrometer richten und so die Bewegung genauer verfolgen. Der Keimling wurde genau senkrecht zur Nutationsebene beleuchtet. In den ersten 35 Minuten bewegte sich die Marke genau in der Nutationsebene in einer Strecke von 0·32 Millimeter. Nach weiteren 20 Minuten war die Richtung schon gegen das Licht verändert. Die Marke lag jetzt so, dass sie mit der zuletzt, nämlich vor 20 Minuten, constatirten Lage des Punktes eine Linie bildete, welche mit dem Lichte einen Winkel von etwa

Als Beleg für die eben mitgetheilten Ergebnisse meiner auf Stengel bezugnehmenden Untersuchungen führe ich einige Einzelbeobachtungen an, die ich aus meinen Aufzeichnungen heraushebe.

Keimlinge der Fichte (*Albies excelsa*). Dieselben nutiren anfänglich, die Cotylen sind nach abwärts geneigt. Ein Keimling, der eben zu nutiren aufhörte, an dem nämlich durch das freie Auge keine Neigung mehr wahrzunehmen war, und der in diesem Entwicklungsstadium 41 Millimeter Höhe hatte, wurde im Finstern aufgestellt. Mit einer horizontal aufgestellten, zehmal vergrössernden Loupe, welche auf den Gipfel des hypocotylen Stengelgliedes gerichtet wurde, von Zeit zu Zeit beobachtet, liess sich keine Ablenkung von der Verticalen nachweisen, obwohl dieser Theil noch um etwa 5 Millimeter in die Höhe wuchs.

Ein anderer Keimling von 32 Millimeter Höhe, welcher nach oben merklich nutirte, wurde, nachdem ein feiner Glasfaden am Stengel befestigt wurde, so aufgestellt, dass er senkrecht zur Nutationsebene Licht erhielt. Als Lichtquelle diente eine Gasflamme von constanter Leuchtkraft. Der Versuch wurde in der Dunkelkammer angestellt. In der ersten halben Stunde machte er eine Bewegung in der Nutationsebene von 0·7 Millimeter[1]), ging in der darauffolgenden Stunde unter einer Neigung von durchschnittlich 45° gegen die Lichtquelle zu, wobei die absolute Weglänge etwa 1 Millimeter betrug, und bewegte sich dann durch 4 Stunden geradlinig gegen das Licht. Die zweitgenannte Bewegung ist offenbar auf das Zusammenwirken von Nutation und Heliotropismus zurückzuführen.

Keimlinge von Kohl. Zwei centimeterhohe Pflänzchen wurden so aufgestellt, dass der eine (*a*) das Licht in der Richtung der Nutationsebene, der zweite (*b*) in einer darauf senkrechten Richtung empfing. Die Beobachtung erfolgte mit Zuhilfenahme des Mikroskops bei 32maliger Ver-

[1]) Diese Werthe sind aus dem Diagramme abgeleitet und geben nur die horizontale Projection der zurückgelegten Wege.

der geotropisch werden und sich aufzurichten beginnen, anfänglich hin und her, später aber wieder nur nach einer Richtung.

Von Gewächsen mit epinastischen Stengeln untersuchte ich am genauesten *Goldfussia anisophylla.* Die Sprosse wachsen sehr langsam. Kleine seitliche Bewegungen sind erst an stark vergrösserten Diagrammen und selbst bei günstigen Vegetationsbedingungen nach Zeiträumen von mehreren Stunden wahrnehmbar. Ich konnte keinerlei Regelmässigkeit in diesen seitlichen Bewegungen erkennen. Die Sprosse krümmen sich in Folge verstärkten Wachsthums nach abwärts, ohne zu circumnutiren. Die Abwärtsbewegung ist hin und wieder durch eine kleine Hebung unterbrochen, welche wohl zweifellos von einer geotropischen Gegenkrümmung herrührt.

Die Gewächse mit hyponastischen Stengeln ergaben genau dasselbe Resultat. Ich wählte zur Untersuchung auch hier die Diagramm-Methode und benützte zu eingehenden Untersuchungen *Goldfussia isophylla.* Abgesehen von der aufsteigenden Bewegung konnte ich sonst nichts weiter als der Richtung und dem Verlaufe nach ganz unregelmässige, überdiess nur sehr kleine Bewegungen constatiren. Die Hyponastie wird hier durch negativen Geotropismus stark unterstützt, weshalb die wohl an jedem wachsenden Stengel vorkommenden Störungen so gering ausfallen, dass sie kaum deutlich wahrzunehmen sind. —

Noch möchte ich einige Beobachtungen, die sich auf orthotrope, blüthentragende Stengel beziehen, in Kürze mittheilen. Ich stellte meine Versuche mit *Bellis perennis* und *Plantago lanceolata*, und zwar bei Ausschluss von Licht an. Die Pflanzen wurden vor dem Versuche durch 24 Stunden im Finstern gehalten. Von *Bellis* nahm ich Individuen mit noch ungeöffneten aufrechten Köpfchen. Mitten in die Köpfchenknospe wurde ein kleiner Glasfaden senkrecht eingestochen und die Spitze desselben im Mikroskope beobachtet. Die verschiedenen Pflänzchen verhielten sich nicht gleich. Bei einigen wenigen erhob sich der Faden, fast ohne jede seitliche Bewegung,

ganz gerade; bei anderen verschwand er oft rasch aus dem Gesichtsfeld, indem er sich alsbald nach einer Seite hin bewegte. In diesem letztern Falle trat gewöhnlich keine rückkehrende Bewegung ein. Nach einiger Zeit sah man schon mit freiem Auge das Köpfchen nach einer Seite hin überhängen. Offenbar ist dies ein Belastungsphänomen, hervorgerufen durch etwas unregelmässigen Bau des Köpfchens. Hin und wieder bemerkte ich indess eine rückwärts gehende Bewegung, die wohl nichts Anderes als eine geotropische Gegenkrümmung ist. Dieses einseitige Ueberhängen habe ich bei *Plantago lanceolata* nicht bemerkt, wohl aber sind die Störungen im geraden Wachsthume so beträchtliche, dass man Diagramme bekömmt, ähnlich so, wie sie Darwin für circumnutirende Bewegungen häufig zeichnet. Diese Unregelmässigkeit im Wuchse erklärt sich durch die unregelmässige Gewichtsvertheilung der Blüthen in der Inflorescenz dieser Pflanze, welche ein schwaches Ueberneigen bald nach dieser, bald nach jener Seite einleitet. Die Versuchsanstellung war die gleiche, wie bei der vorigen Pflanze. —

Wenn ich alle Beobachtungen, die ich bezüglich der Wachsthumsbewegungen der Stengelspitze anstellte, zusammenfasse, so gelange ich zu folgenden Resultaten:

1. Es giebt Stengel, deren Vegetationsspitze bei Ausschluss des Lichts und aufrechter Stellung gerade aufsteigt. Das Emporwachsen geschieht aber begreiflicherweise nicht mit mathematischer Genauigkeit. Es zeigt sich häufig ein unregelmässiges Hin- und Herschwanken im Raume. Die nach den Seiten erfolgenden Bewegungen sind aber ganz kleine und betragen gewöhnlich nur einige Hundertel- bis Zehntelmillimeter. Will man diese Bewegungen als Circumnutation bezeichnen, dann beruht dieselbe hier nur auf Störungen des geraden Wuchses, hervorgerufen durch kleine Unregelmässigkeiten im anatomischen Baue der Organe, welche bald diese, bald jene Seite im Längenwachsthum begünstigen.

2. Die Stengel mit undulirender Nutation zeigen ausser der aufsteigenden noch andere Bewegungen. Bei Ausschluss

des Lichtes erfolgt diese Bewegung entweder in einer Verticalebene (Nutationsebene) und dann in dieser entweder nur in einem Sinne, oder schwingend hin und her; oder aber dieses Schwingen in der Nutationsebene wird durch seitliche Störungen mehr oder weniger verdeckt. Es zeigt sich hier ein allmäliger Uebergang von der undulirenden zur revolutiven Nutation. Hin- und hergehende Bewegungen kommen auch bei solchen Stengelenden vor, welche unterbrochene Nutation zu erkennen geben.

3. Lässt man auf Stengel mit gerade emporsteigender Spitze Licht oder Schwerkraft einseitig einwirken, so streben sie — abgesehen von den fast nie fehlenden Störungen — gerade dem Lichte zu oder erheben sich gerade. Macht man derartige Versuche aber mit Pflanzen, deren Stengel in undulirender Nutation begriffen sind, so sieht man, wie die spontanen und paratonischen Bewegungen einander entgegenarbeiten. Es kömmt dann entweder fortwährend zu hin- und hergehenden Bewegungen oder es stellen sich zeitweilig oder von einem bestimmten Zeitpunkte an Bewegungsrichtungen ein, welche sich als Resultirende der den einzelnen Ursachen entsprechenden Bewegungen zu erkennen geben. Ein schief aufgestellter, einseitig beleuchteter, undulirend nutirender Pflanzentheil bewegt sich in drei im Raume gelegenen Richtungen, er circumnutirt im Sinne Darwin's in auffallender Weise. Stellt man einen solchen Pflanzentheil so auf, dass Licht, Schwere und spontane Nutation in eine Ebene zu liegen kommen, so bewegt sich der Pflanzentheil — abgesehen von den Störungen — in dieser Ebene. —

Ich möchte schliesslich noch bemerken, dass bei undulirend nutirenden Stengeln es fast unmöglich ist, zu entscheiden, in welchem Theile des Organs die Bewegung selbst eines bestimmten Punktes zu Stande kömmt, und dass es eine Täuschung ist, wenn man die Bewegung, die man z. B. durch die Diagramm-Methode bekömmt, als an Ort und Stelle hervorgerufen ansieht. Stengel mit ausgesprochen undulirender Nutation wachsen, wie wir gesehen haben, im oberen Theile der hinteren und im unteren Theile der vorderen

Seite verstärkt. Dadurch kommen zwei ganz entgegengesetzte Krümmungen des Stengels zu Stande, welche demselben eine *S*-förmige Gestalt verleihen. Es ist mithin leicht einzusehen, dass auf einen bestimmten Punkt beide einander entgegengesetzten Bewegungen wirken müssen und dass häufig durch das Wachsthum der Zone, in welcher der Punkt gelegen ist, derselbe nach vorn und häufig durch das Wachsthum einer tiefer liegenden Partie nach hinten bewegt wird. Man kann sich leicht von den verschiedenen Bewegungen, die gleichzeitig in verschiedenen Zonen eines Stengels sich vollziehen, überzeugen, wenn man an demselben mehrere Glasfäden befestigt und für jeden ein Diagramm zeichnet.

3. Versuche mit Blättern.

Wenn man Blätter nach Darwin's Diagrammmethode auf ihre Bewegungen prüft und ohne Kenntniss der viel einfacheren diesbezüglichen an orthotropen und undulirend nutirenden Stengeln oder Wurzeln zu constatirenden Verhältnisse betrachtet, so möchte man wohl sehr geneigt sein, der Ansicht des Begründers der Circumnutationstheorie beizupflichten. In der That findet man hier häufig ganz complicirte Bewegungen, man erhält Diagramme, welche aus nach den verschiedensten Richtungen gehenden Linien zusammengesetzt sind, mit Schlingenbildungen etc., kurzum so wie Darwin derartige Bewegungen abgebildet hat.

Ich läugne also gar nicht die complicirten Bewegungen, welche die Blattspitze zu erkennen giebt, deute sie aber in ganz anderer Weise, als Darwin. Nachdem von mir sichergestellt wurde, dass spontan nutirende Stengel in der Nutationsebene sich bewegen, was aus ihrem Wuchs direct schon zu erschliessen, aber je nach dem Lichteinfall und der Schwerkraftsrichtung entweder ruckweise sich hin- und herbewegen oder zeitweilig oder bleibend eine aus den Eigenbewegungen resultirende Direction nehmen, ausserdem aber noch Störungen im Längenwachsthum in Folge nicht vollkommen regelmässigen Wachsthums sich zu erkennen geben; so muss, da die Blätter viele complicirte Nutationserscheinungen, sowohl spon-

tane als paratonische, darbieten, schon von vorneherein mit aller Bestimmtheit eine hin- und hergehende, vor- und rückwärts schreitende Bewegung der Blattspitze erwartet werden.

Ich habe in einem früheren Capitel gelegentlich der Erörterung des sogenannten Diaheliotropismus, der aber thatsächlich nicht besteht, gezeigt, dass die Blätter anfänglich hyponastisch und in späteren Stadien ihres Wachsthums epinastisch, negativ geotropisch und negativ heliotropisch sind, dass unter gewissen Beleuchtungsverhältnissen das Blatt, namentlich aber dessen Stiel auch positiven Heliotropismus zu erkennen giebt. Es wurde nachgewiesen, dass das Blatt unter Umständen auf zweierlei Licht gleichzeitig und in ganz verschiedener Weise reagirt: es stellt seine Spreite senkrecht auf das relativ starke Oberlicht und wendet sich nach dem relativ schwächeren Vorderlichte (vergl. oben S. 123). Zugwachsthum spielt im Leben des Blattes gleichfalls eine bedeutende Rolle. Man sieht also, dass wenn das Blatt sich bezüglich seiner Bewegungsweise so verhält, wie der Stengel, nämlich die angreifenden Kräfte sich nicht nothwendiger Weise zu einer Resultirenden vereinigen, die Blattspitze während des Wachsthums ihre Lage in der mannigfaltigsten Weise ändern muss.

Die complicirten Bewegungen der Blattspitze werden noch anschaulicher, wenn man sich vergegenwärtigt, dass der Stengel, an dem sie stehen, selbst sich nicht mit absoluter Regelmässigkeit aufwärts bewegt und selbst spontane und paratonische Nutationen durchmacht, welche auf die Blattspitze sich übertragen, dass ferner die Zeiger, welche in Form von Glasfäden oder Borsten behufs Vergrösserung der Bewegung auf das Blatt gekittet werden, auch nicht ohne Einfluss auf die Lageveränderung der Spitze des Blattes sein werden.

Ich habe zahlreiche diesbezügliche Beobachtungen angestellt; da ich aber hierin im Thatsächlichen mit Darwin übereinstimme, so wäre es überflüssig, die Ergebnisse meiner Versuche hier mitzutheilen. Ich will vielmehr in diesem Abschnitte zeigen: 1. dass es Blätter giebt, welche, wenigstens

in bestimmten Entwicklungsstadien ganz gerade wachsen, nämlich ohne Circumnutation die einmal eingeschlagene Richtung beibehalten; 2. dass die „Circumnutation“ der Blattspitze, soferne sie nicht auf Störungen in Folge kleiner Abweichungen vom vollkommen regelmässigen Baue des Organs beruht, eine aus spontanen und paratonischen Nutationen zusammengesetzte Bewegung ist.

Ehe ich zur Begründung dieser beiden Sätze schreite, möchte ich bezüglich der Untersuchungsmethode und der Geschwindigkeit der Bewegung nur noch folgende Bemerkungen vorausschicken. Ich bestimme das Wachsthum der Blätter durch directe Messung der Projectionen der Blattspitzen und ermittelte die Bewegung der letzteren durch unmittelbare mikroskopische Beobachtungen in der gleichen Weise, wie ich dies für Vegetationsspitzen oben angegeben habe. Die Bewegungen vollziehen sich entweder vollkommen unregelmässig, indem die Spitze hin- und hergeht, oder von vorn nach rückwärts schreitet, wobei Strecken zurückgelegt werden, die in der Regel blos einige Hundertel Millimeter betragen. Solche Schwankungen treten fast ausnahmslos ein, wenn das Blatt im Ganzen aufwärts oder in einer anderen bestimmten Richtung wächst. Diese kleinen unregelmässigen Bewegungen, die zeitweilig auch ganz ausbleiben, während das Organ aber, wie sich leicht zeigen lässt, dennoch in die Länge wächst, sind nichts anderes als die schon oft genannten Störungen, hervorgerufen durch eine kleine Unregelmässigkeit oder Assymetrie im anatomischen Baue des Blattes und durch die hiedurch bedingte Unregelmässigkeit im Längenwachsthum. Ich werde dies weiter unten noch durch Zahlen belegen. Aber auch wenn mehrere äussere Kräfte ungleichseitiges Wachsthum hervorrufen, z. B. Licht, Schwere etc., so bleiben solche schwankende Bewegungen nicht aus. Sehr oft lässt sich aber der Nachweis führen, dass das Hin- und Herschwanken von diesen Kräften ausgeht. Es folgt dann gewöhnlich ein gegenseitiger Ausgleich der wirksamen Kräfte, wobei das Organ in der Resultirenden sich bewegt, entweder zeitweilig oder andauernd.

Als Beleg für die Störungen im Wachsthum des Blattes hebe ich aus meinen Aufzeichnungen folgende Beobachtungsreihen, die sich auf die Balsamine beziehen, heraus. Ein Blättchen, 13 Millimeter lang, noch nicht ganz auseinandergerollt, rinnenförmig gestaltet, im unteren Theile sehr deutlich nach oben — convex gegen den Stamm zu — gekrümmt, im oberen Theile aber nahezu horizontal ausgebreitet, wurde, natürlich im Verbande mit dem Stamme unter's Mikroskop gebracht, und sodann auf die Spitze eingestellt. Der Stamm war möglichst fixirt, so dass dessen Bewegungen sich nicht auf das Blatt übertragen konnten. Die Pflanze war am Tageslichte unter normalen Verhältnissen cultivirt worden. Während der Beobachtung wurde sie dunkel gehalten. In den ersten 24 Stunden bewegte sich das Blatt um eine ganz kleine Strecke nach abwärts, in der Horizontalprojection betrug der Weg blos 0·012 Millimeter. Die Bewegung in verticaler Richtung liess sich nicht genau ermitteln, war aber, da das Bild der Blattspitze nach einiger Zeit verschwand, gewiss vorhanden, indess gleichfalls nur eine geringe. Diese Bewegung nach abwärts ist wohl zweifellos eine epinastische. Innerhalb der nächsten 148 Minuten bewegte sich das Blatt im Grossen nach aufwärts und zweifellos geotropisch, allein es schwankte in Abständen von 5—19 Minuten nach rechts und links, wobei eine Strecke von 0·012—0·048 Millimeter zurückgelegt wurde. Zeitweilig überwog der Geotropismus so sehr, dass während der Pflanzentheil sich sichtlich erhob, was an dem Verschwinden des eingestellten Punktes zu erkennen war, eine seitliche Bewegung nicht beobachtet werden konnte. Nach Ablauf dieser Zeit wurde die geotropische Erhebung ganz undeutlich und es dürfte angenommen werden, dass das Blatt in der angenommenen für das freie Auge noch immer nahezu horizontalen Richtung weiter wuchs. Auch jetzt gingen die Schwankungen, aber mit starken Unterbrechungen weiter. So folgte das Blatt durch etwa 30 Minuten einer bestimmten Richtung, nämlich der Richtung des Mediannervs.

Dass Blätter existiren, welche zeitweilig so gut wie vollkommen gerade aufwärts wachsen, constatirte ich mit aller

Bestimmtheit an *Dracaena rubra.* Ein 8 Centimeter hohes Blatt, welches anscheinend vertical sich erhob, wurde durch zwei Tage hindurch mit Ausschluss der Nacht unter Mikroskop zeitweilig von 20 zu 20 Minuten, sonst von 2 zu 2 Stunden beobachtet. Die Aufstellung sicherte die Pflanze vor allen Erschütterungen. Während dieser Zeit bewegte sich die Spitze fortwährend empor. Die Schwankungen waren ganz unregelmässig, betrugen gewöhnlich nur 0·012—0·056 Millim., selten etwas darüber und waren zeitweilig gar nicht wahrnehmbar. Die eingeschlagene Wachsthumsrichtung wurde beibehalten; selbstverständlich fiel dieselbe nicht mit der Verticalen absolut genau zusammen. Das Blatt wuchs während dieser Zeit um 18 Millimeter empor.

Aehnliche Resultate fand ich an den Blättern der Gräser. Ich theile hier einige Beobachtungen mit, die ich am Mais anstellte. Ein noch beinahe vollkommen vertical aufgerichtetes, noch eingerolltes Blatt eines ergrünten Maiskeimlings, dessen Spreite bereits eine Länge von 171 Millimeter erreicht hatte, wurde nach Entfernung der dasselbe umgebenden Blätter unter's Mikroskop gebracht und auf die Spitze genau eingestellt. Die Beobachtung erfolgte im diffusen Lichte, welches, wie sich alsbald herausstellte, auf die Lage des Blattes gar keinen Einfluss ausübte. Der Versuch begann um 8 Uhr 35 Minuten Morgens und dauerte bis 4 Uhr 40 Minuten Nachmittags. Während der ganzen Zeit wuchs das Blatt, und zwar im grossen Ganzen in ein und derselben Richtung, mit der Verticalen einen ausserordentlich kleinen Winkel bildend. Die Richtung des Wachsthums war indess durch das Fortschreiten der Spitze vollkommen erkenntlich; sie ging nach links. Die Störungen gingen nach vorn und hinten, betrugen höchstens einige Zehntelmillimeter und blieben auch von Zeit zu Zeit vollkommen aus. Merkwürdig war nur bei dieser Beobachtung, dass die Spitze, obwohl sie sich deutlich erhob, denn es war eine neue Einstellung am Mikroskope häufig nothwendig, um sie scharf zu sehen, durch 1 Stunde und 10 Minuten vollkommen in derselben Verticalen verharrte. Entweder hörte in dieser Zeit die Epinastie fast ganz

zu wirken auf und es war das Blatt beinahe nur von negativem Geotropismus beherrscht, oder das Blatt wurde einfach durch Wachsthum am Grunde gehoben.

Die an *Dracaena* angestellten Beobachtungen lehren, dass Blätter existiren, welche vertical wachsen, wenn von den Störungen abgesehen wird. Die mit dem Maisblatt angestellten Versuche zeigen weiter, dass Organe existiren, welche, ohne die verticale Richtung einzuhalten, gleichfalls ohne Circumnutation weiter wachsen, nämlich die einmal eingeschlagene Richtung beibehalten.

Die gleiche Wahrnehmung machte ich an einem älteren, aber noch im kräftigsten Wachsthum befindlichen Blatte von *Dracaena rubra.* Dasselbe war schon stark geneigt, schloss nämlich mit der Axe einen Winkel von 45—50° ein (bei der Krümmung des Blattes lässt sich die Neigung nicht genau angeben), war 14 Centimeter lang und 2·4 Millimeter breit. Es wuchs während dreier Tage so weit in die Länge, dass die horizontale Projection des an der Spitze zurückgelegten Weges 24 Millimeter betrug. Die Wachsthumsrichtung war keine absolut gerade, sondern zeigte eine Spur einer *S*-förmigen Krümmung. Während der Versuchsdauer wurde die Spitze hin und wieder in Zeitabschnitten von 30 zu 30 Minuten beobachtet. Die seitliche Ablenkung war hier noch geringer, als bei dem aufrechten Blatte derselben Pflanze und häufig gar nicht wahrnehmbar. Während dieser Zeit wuchs also das Blatt ohne jeder nachweislichen Störung in der einmal eingeschlagenen Richtung weiter.

Ich stellte auch mit den Blättern verschiedener unter normalen Verhältnissen cultivirter dicotyler Pflanzen ähnliche Versuche an, fand aber hier gewöhnlich Bewegungen, welche sowohl ihrer Stärke als ihrer Richtung nach nicht als Störungen aufgefasst werden können. Hier kömmt aber die Bewegung der Blattspitze gewöhnlich durch verschiedene, einander entgegenwirkende Nutationsformen zu Stande. Doch lässt sich durch das Experiment zeigen, dass auch bei den Blättern dieser Pflanze ein gerader, nämlich ein ohne Circumnutation vor sich gehender Wuchs vorkömmt.

Bestimmtheit an *Dracaena rubra.* Ein 8 Centimeter hohes Blatt, welches anscheinend vertical sich erhob, wurde durch zwei Tage hindurch mit Ausschluss der Nacht unter Mikroskop zeitweilig von 20 zu 20 Minuten, sonst von 2 zu 2 Stunden beobachtet. Die Aufstellung sicherte die Pflanze vor allen Erschütterungen. Während dieser Zeit bewegte sich die Spitze fortwährend empor. Die Schwankungen waren ganz unregelmässig, betrugen gewöhnlich nur 0·012—0·056 Millim., selten etwas darüber und waren zeitweilig gar nicht wahrnehmbar. Die eingeschlagene Wachsthumsrichtung wurde beibehalten; selbstverständlich fiel dieselbe nicht mit der Verticalen absolut genau zusammen. Das Blatt wuchs während dieser Zeit um 18 Millimeter empor.

Aehnliche Resultate fand ich an den Blättern der Gräser. Ich theile hier einige Beobachtungen mit, die ich am Mais anstellte. Ein noch beinahe vollkommen vertical aufgerichtetes, noch eingerolltes Blatt eines ergrünten Maiskeimlings, dessen Spreite bereits eine Länge von 171 Millimeter erreicht hatte, wurde nach Entfernung der dasselbe umgebenden Blätter unter's Mikroskop gebracht und auf die Spitze genau eingestellt. Die Beobachtung erfolgte im diffusen Lichte, welches, wie sich alsbald herausstellte, auf die Lage des Blattes gar keinen Einfluss ausübte. Der Versuch begann um 8 Uhr 35 Minuten Morgens und dauerte bis 4 Uhr 40 Minuten Nachmittags. Während der ganzen Zeit wuchs das Blatt, und zwar im grossen Ganzen in ein und derselben Richtung, mit der Verticalen einen ausserordentlich kleinen Winkel bildend. Die Richtung des Wachsthums war indess durch das Fortschreiten der Spitze vollkommen erkenntlich; sie ging nach links. Die Störungen gingen nach vorn und hinten, betrugen höchstens einige Zehntelmillimeter und blieben auch von Zeit zu Zeit vollkommen aus. Merkwürdig war nur bei dieser Beobachtung, dass die Spitze, obwohl sie sich deutlich erhob, denn es war eine neue Einstellung am Mikroskope häufig nothwendig, um sie scharf zu sehen, durch 1 Stunde und 10 Minuten vollkommen in derselben Verticalen verharrte. Entweder hörte in dieser Zeit die Epinastie fast ganz

mässigkeit ihres Eintretens erkennbar sind und häufig selbst durch lange Zeit gänzlich ausbleiben. Das Blatt erfährt während des Wachsthums im Finstern entweder eine negativ geotropische Hebung oder epinastische Senkung, oder wächst in der angenommenen Lage weiter, indem sich ein Gleichgewichtszustand zwischen Geotropismus und Epinastie eingestellt hat. Kommt die Pflanze in's Dunkel, so überwiegt gewöhnlich die Aufwärtskrümmung und giebt bei der Bewegung den Ausschlag. Kurz nach der Aufstellung, namentlich wenn die Pflanze grellerer Beleuchtung ausgesetzt war und das beobachtete Blatt etwa zwei Drittel seiner normalen Grösse erreicht hat, stellt sich oft der geotropischen Hebung ein kurz andauerndes Senken oder ein Schwanken nach auf- und abwärts ein. Die Bewegungen der Blätter solcher im Dunkeln wachsender Pflanzen sind sehr mannigfaltig, doch haben sie, aufrechte Stellung des Stengels vorausgesetzt, das Gemeinschaftliche, dass sie sich, im grossen Ganzen betrachtet, in einer Verticalebene vollziehen.

Giebt man der Pflanze eine Neigung, so ändert sich sofort die Bewegung. Neigt man die Sprossaxe in einer durch die Mediane des Blattes gehenden Verticalebene, so erscheint bloss die Geschwindigkeit der Aufwärtsbewegung geändert und die Blätter steigen desto rascher empor, je mehr sie im Beginne des Versuches sich der horizontalen Lage näherten. Neigt man aber die Pflanze so, dass von den Blättern eine Hälfte oberhalb, die andere unterhalb des Mittelnervs zu liegen kömmt, dann erhält man bereits sehr unregelmässige hin- und hergehende Bewegungen; es nähern sich nunmehr die Figuren den Darwin'schen auf Blätter bezugnehmenden Diagrammen. Die Unregelmässigkeit der Bewegung wird begreiflich, wenn man überlegt, dass ein so gelagertes Blatt in einer Verticalen geotropisch nach aufwärts strebt, die Richtung der epinastischen Krümmung aber diese Ebene kreuzt und auch die Belastungsverhältnisse des schief stehenden Blattes Zugwachsthum einleiten, welches so lange zu Lageveränderungen des Blattes Veranlassung giebt, bis ein Gleichgewichtszustand hergestellt ist, in welchem das Blatt

nunmehr mit kleinen Abweichungen in einer bestimmten Richtung weiter wächst.

Noch complicirter gestalten sich die Verhältnisse, wenn zur schiefen Lage des Blattes noch die Wirkung des Lichtes tritt. Die Bewegung wird dann so verwickelt, dass es gewöhnlich nicht mehr möglich ist, jede in einer bestimmten Zeit von der Blattspitze eingehaltene Bewegung auf ihre Ursache zurückzuführen. Bezeichnend ist auch hier, dass nach Aenderung der Lage gewöhnlich ein Hin- und Her-, Vor- und Rückwärtsgehen der Blattspitze zu bemerken ist und jene von Darwin so oft erwähnten und gezeichneten, auf eine rundläufige Bewegung zurückzuführenden „Schlingen" gebildet werden, bevor das Blatt in einer bestimmten Lage weiter wächst, worauf wieder zeitweilig unregelmässige, aber nicht mehr so scharf in's Auge springende Bewegungen eintreten.

Ich muss an dieser Stelle erklären, warum ich die Blattbewegungen nicht im Detail beschreibe und nicht durch Diagramme anschaulich mache. Aus folgenden Gründen. Die in einer Ebene sich vollziehenden Bewegungen sind so einfache, dass man sich dieselben ohne nähere Beschreibung oder Zeichnung vorstellen kann. Es wird sich jeder mit der Natur der Pflanze nur einigermassen Vertraute ohne weitere Informationen sofort die Vorstellung bilden, dass die Linien, welche die Bewegung in der Ebene darstellen, keine absoluten Geraden, sondern ganz schwach gekrümmte Linien bilden. Die Blätter, selbst wenn sie „gerade" wachsen, verfolgen die einschlagende Richtung nicht mit mathematischer Genauigkeit. Was aber die complicirten, im Lichte und bei schiefer Lage sich vollziehenden Bewegungen der Blattspitze anlangt, so sind dieselben so regellos, die Bewegungen zweier Blätter der gleichen Pflanze so wenig übereinstimmend, dass ihre genaue Wiedergabe nichts lehrt, was nicht eben bereits in Worten vorgetragen wurde. Obgleich meine eine bestimmte Blattbewegung charakterisirenden Diagramme anders ausfallen müssen, als die Darwin'schen, so kann man ganz gut die letzteren den ersteren substituiren,

und die Zeichnungen, welche Darwin[1]) zur Veranschaulichung der von den Blättern der Nelke (*Dianthus Caryophyllus*) vollzogenen Bewegungen gezeichnet hat, könnten ganz gut auch für die Bewegungen der Blätter von *Campanula persicifolia* gelten.

Den Einfluss des positiven Heliotropismus auf die Bewegungen mancher Blätter (z. B. der genannten *Campanula*-Art) kann man bei genauer Versuchsanstellung immerhin ermitteln. Es ist aber doch erforderlich, mit einer Lichtquelle von constanter Leuchtkraft, welche die Pflanze in einer ganz bestimmten Richtung beleuchtet, zu operiren. Ich benützte zu diesem Behufe eine Gasflamme von einer Leuchtkraft = 6·5 Normalkerzen, bei deren Anwendung die Bewegung der Blätter nach dem Lichte hin deutlich hervortritt. Ungemein auffällig ist die Wirkung des Lichtes auf die Cotyledonen von *Phalaris canariensis*, worauf Darwin[2]) aufmerksam gemacht hat. Schon im diffussen Tageslichte, ohne jede weitere Versuchsmassregel, erkennt man die Lichtwärtsbewegung dieser Blattorgane.

An Keimlingen der Gräser, z. B. bei Mais, Gerste, Weizen, ja selbst bei *Phalaris canariensis*, welche, wie Darwin zeigte, so ausserordentlich lebhafte Hin- und Herkrümmungen zu erkennen giebt, wie ein schlingender Pflanzentheil, machte ich oft die Beobachtung, dass sie bei Ausschluss des Lichtes sich durch längere Zeit in einer und dann in der entgegengesetzten Richtung bewegen. Man sieht dies häufig ohne jede Versuchsanstellung an den Pflänzchen: sie krümmen sich zuerst auf die eine und dann auf die entgegengesetzte Seite. Es liegt der Gedanke sehr nahe, diese Bewegung auf die Epinastie der gegenständig angeordneten Blätter dieser Pflanzen zurückzuführen. Es ist dies indess eine Meinung, die ich durch Versuchsergebnisse nicht unterstützen kann und auf die ich kein weiteres Gewicht lege. Solche junge Keimlinge wachsen aber häufig durch längere Zeit

[1]) S. 196 (Orig. p 231).
[2]) S. 364 (Orig. p. 427).

nunmehr mit kleinen Abweichungen in einer bestimmten Richtung weiter wächst.

Noch complicirter gestalten sich die Verhältnisse, wenn zur schiefen Lage des Blattes noch die Wirkung des Lichtes tritt. Die Bewegung wird dann so verwickelt, dass es gewöhnlich nicht mehr möglich ist, jede in einer bestimmten Zeit von der Blattspitze eingehaltene Bewegung auf ihre Ursache zurückzuführen. Bezeichnend ist auch hier, dass nach Aenderung der Lage gewöhnlich ein Hin- und Her-, Vor- und Rückwärtsgehen der Blattspitze zu bemerken ist und jene von Darwin so oft erwähnten und gezeichneten, auf eine rundläufige Bewegung zurückzuführenden „Schlingen“ gebildet werden, bevor das Blatt in einer bestimmten Lage weiter wächst, worauf wieder zeitweilig unregelmässige, aber nicht mehr so scharf in's Auge springende Bewegungen eintreten.

Ich muss an dieser Stelle erklären, warum ich die Blattbewegungen nicht im Detail beschreibe und nicht durch Diagramme anschaulich mache. Aus folgenden Gründen. Die in einer Ebene sich vollziehenden Bewegungen sind so einfache, dass man sich dieselben ohne nähere Beschreibung oder Zeichnung vorstellen kann. Es wird sich jeder mit der Natur der Pflanze nur einigermassen Vertraute ohne weitere Informationen sofort die Vorstellung bilden, dass die Linien, welche die Bewegung in der Ebene darstellen, keine absoluten Geraden, sondern ganz schwach gekrümmte Linien bilden. Die Blätter, selbst wenn sie „gerade“ wachsen, verfolgen die einschlagende Richtung nicht mit mathematischer Genauigkeit. Was aber die complicirten, im Lichte und bei schiefer Lage sich vollziehenden Bewegungen der Blattspitze anlangt, so sind dieselben so regellos, die Bewegungen zweier Blätter der gleichen Pflanze so wenig übereinstimmend, dass ihre genaue Wiedergabe nichts lehrt, was nicht eben bereits in Worten vorgetragen wurde. Obgleich meine eine bestimmte Blattbewegung charakterisirenden Diagramme anders ausfallen müssen, als die Darwin'schen, so kann man ganz gut die letzteren den ersteren substituiren,

4. Versuche mit Pilzen.

Darwin hält die Circumnutation für eine zum mindesten allen wachsenden Pflanzentheilen zukommende Eigenthümlichkeit. Aus der Abtheilung der Thallophyten beruft er sich zur Begründung seiner Ansicht auf die bekannten Bewegungen der Oscillarien, welche allerdings seiner Auffassung günstig erscheinen[1]), ferner auf die hin- und hergehenden, von Hofmeister[2]) beschriebenen Bewegungen der Spirogyren. Da Darwin den Heliotropismus für eine Form der Circumnutation ansieht und einzellige heliotropische Pilze bekannt sind, so schliesst er, dass auch diese circumnutiren. Eigene Beobachtungen hierüber führt der Autor nicht an.

Ich habe zwei einzellige Pilzgattungen, deren Heliotropismus vollkommen sichergestellt ist, nämlich *Mucor* und *Pilobolus*, auf eine etwaige Circumnutation in der genauesten Weise geprüft und habe im Wesentlichen ganz übereinstimmende Resultate erhalten, weshalb es genügen dürfte, wenn ich blos die auf eine Species bezugnehmenden Daten hier mittheilte.

Es war dies *Mucor racemosus*, den ich auf dem Objectträger im feuchten Raume auf Schwarzbrot cultivirte. Vor Einstellung im Mikroskope (Vergrösserung = 40) überdeckte ich die Aussaat mit einem dünnen, aber sehr tiefen, beinahe halbkugelförmigen Uhrglas, welches ich auf das Substrat aufdrückte. Das Hohlglas sass auf dem Objectträger wie angekittet auf und da das Substrat noch stark feucht war, so konnte angenommen werden, dass die Pilze sich im feuchten Raume, also unter günstigen Vegetationsbedingungen befanden, was indess auch aus dem freudigen Wachsthum der Pilzfäden sich ergab. Die Fruchtträger standen theils vollkommen aufrecht, theils etwas geneigt. Die reifen Sporangien hatten einen Durchmesser von 0·08 Millimeter. Ich stellte

[1]) S. 219 (Orig. p. 259).

[2]) Ueber die Bewegungen der Fäden von *Spirogyra princeps*, in den Württemb. naturwissenschaftl. Jahresheften 1874, S. 211.

völlig vertical. Unter der gemachten Voraussetzung, dass die Blätter der Gräser, selbst so lange sie noch vom Cotyledon überdeckt sind, epinastische Eigenschaften besitzen, wäre dieses abweichende Verhalten durch die Annahme zu erklären, dass die Epinastie der jungen sich gegenüberstehenden Blätter entweder noch so gering ist, dass sie auf die Krümmung des oberirdischen Theiles des Keimlings keinen Einfluss auszuüben vermag, oder die nach entgegengesetzter Richtung wirkenden epinastischen Krümmungen der consecutiven Blätter sich gegenseitig aufheben.

Dass auch Dicotylenblätter existiren, welche ohne jegliche nachweisbare Störung in der einmal eingeschlagenen Richtung weiter wachsen, habe ich an *Cuphea jorullensis H. B. K.* constatirt. Junge 2·5 Centimeter lange Blätter wurden im Mikroskop durch 8 Stunden bei Ausschluss von Licht beobachtet. Ein bestimmtes Blatt wuchs während dieser Zeit um 1·428 Millimeter in die Länge, ohne eine Spur einer seitlichen oder kreisenden Bewegung zu erkennen zu geben. Im Lichte änderte sich dies, da die schief beleuchteten Blätter heliotropisch wurden und die Richtung des Heliotropismus jene der Epinastie und des negativen Geotropismus kreuzt.

Die mit Blättern angestellten Versuche ergaben:

1. Es giebt Blätter, welche an senkrechten Stengeln stehend, bei Ausschluss von Licht vollkommen geradlinig weiter wachsen.

2. Sehr viele Blätter lassen in Folge von Ungleichheiten im Längenwachsthum kleine hin- und hergehende Bewegungen erkennen, welche identisch sind mit den bei den Stengeln bereits angeführten „Störungen".

3. Die Hauptbewegung der Blätter erfolgt in einer durch den Mediannerv gehenden Verticalebene. Stehen die Blätter schief, so stellen sich sehr starke Abweichungen von der Verticalbewegung ein. Noch deutlicher treten dann die „Circumnutationen" ein, wenn das Licht die Richtung der Lothlinie und die Medianebene des Blattes kreuzt.

nicht eine Spur jener Bewegungen zeigt, die man als Circumnutation deuten könnte.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen ist zu ersehen, dass einzellige Pilze existiren, welchen im wachsenden Zustande keine Spur von Circumnutation zukömmt. Es ist, wie wir gleich sehen werden, bedeutungsvoll, dass diese Pilze auch heliotropisch und geotropisch sind.

III. Können die Formen der Nutation als blosse Modificationen der Circumnutation aufgefasst werden?

Darwin hat, wie schon mehrfach gelegentlich angedeutet wurde, die Ansicht zu begründen versucht, dass alle paratonischen Nutationsformen, also Heliotropismus, Geotropismus etc., ferner die spontanen Nutationen und noch eine Reihe von Variationsbewegungen nichts anderes als Modificationen der Circumnutation seien.

Diese Ansicht bildet den Grundgedanken seines Werkes. Da nun in den vorhergehenden Sätzen der Beweis geliefert wird, dass viele heliotropische oder geotropische Organe, darunter Stengel, Blätter, Wurzeln und Fruchtträger von Pilzen keine Spur von Circumnutation zu erkennen geben, nämlich einen geradlinigen (wenn auch nicht gerade immer einen aufrechten Wuchs) haben, so ist schon ersichtlich, dass diese Ansicht nicht allgemein richtig sein kann. Denn wenn die Circumnutation, wie Darwin will, eine Art Urbewegung der Pflanzenorgane repräsentirt, so muss dieselbe alle wachsenden — und sofern auch Variationsbewegungen auf dieselbe zurückgeführt werden, auch diese — beherrschen.

Von vorneherein giebt es kein Argument, welches zu der Annahme zwänge, irgend eine durch äussere Kräfte veranlasste Nutationsbewegung auf etwas anderes als auf Längenwachsthum zurückzuführen. Es kann mithin nur durch den Versuch entschieden werden, ob z. B. der Heliotropismus als eine blosse Modification der Circumnutation aufzufassen ist oder nicht.

Darwin hat auch diesen Weg eingeschlagen und ich werde, um nicht der Flüchtigkeit geziehen zu werden, auf seine aus dem Experimente geholten Argumente eingehen,

obgleich ich schon aus den mitgetheilten Thatsachen zu dem Schlusse mich berechtigt glaube, dass seine Ansicht nicht aufrecht zu erhalten ist. Man könnte nämlich sagen, Darwin's Auffassung sei doch richtig, die Circumnutationen treten aber gerade in jenen Fällen, welche ich im Auge habe, so sehr in den Hintergrund, dass sie sich der directen Wahrnehmung entzieht.

Darwin stützt seinen Schluss auf folgende Thatsachen. Wenn ein äusserer Einfluss den Pflanzentheil in eine bestimmte Richtung bringt, so circumnutirt er nebenher. Wenn z. B. Licht genügender Intensität auf einen heliotropisch krümmungsfähigen Pflanzentheil einwirkt, so richtet sich derselbe nicht sofort gegen die Lichtquelle, sondern schlägt nur nach und nach unter mehr oder minder deutlicher oder starker Beibehaltung der Circumnutation den Weg zum Lichte ein. Ist die Beleuchtung eine ungenügende, so bleibt die Circumnutation vorherrschend und die Bewegung des Pflanzentheiles gegen das Licht hin tritt nur wenig deutlich hervor. Darwin drückt sich speciell über diesen Theil der Frage folgendermassen aus[1]: „Die gewöhnliche Ansicht scheint die zu sein, dass Heliotropismus eine vollständig besondere Art von Bewegung ist, verschieden von Circumnutation. Und es kann geltend gemacht werden, dass in den vorstehenden Zeichnungen Heliotropismus nur in Combination oder als Zusatz zur Circumnutation zu sehen ist. Wenn dies der Fall wäre, müsste angenommen werden, dass ein helles seitliches Licht Circumnutation vollkommen aufhebt; denn eine in dieser Weise exponirte Pflanze bewegt sich in einer geraden Linie nach ihm hin, ohne irgend welche Ellipsen oder Kreise zu beschreiben. Wenn das Licht etwas getrübt wird, obschon es schon reichlich hinreicht, die Pflanze zu veranlassen, sich nach ihm hinzubiegen, erhalten wir mehr oder weniger deutliche Belege für eine noch immer fortdauernde Circumnutation. Es mus ferner angenommen werden, dass es nur ein seitliches Licht ist, welches dies ausserordentliche Vermögen, die

[1]) S. 372 und 373 (Orig. p. 473).

Circumnutation aufzuheben, besitzt, denn wir wissen, dass die verschiedenen Pflanzen, an denen die obigen Versuche ausgeführt wurden und sämmtliche übrigen, welche von uns während ihres Wachsthums beobachtet wurden, fortfahren zu circumnutiren, wie hell auch das Licht sein mag, wenn es von oben kommt. Auch ist nicht zu vergessen, dass im Leben einer Pflanze Circumnutation dem Heliotropismus vorausgeht, denn Hypocotyle, Epicotyle und Blüthenstengel circumnutiren, ehe sie den Boden durchbrechen und jedes Mal den Einfluss des Lichtes empfunden haben. Wir sind daher vollständig berechtigt, wie es uns scheint, anzunehmen, dass, wenn nur immer Licht seitlich eintritt, es die Bewegung der Circumnutation ist, welche den Heliotropismus und Apheliotropismus veranlasst oder in dieselben verwandelt wird."

Man sieht, dass keines der vorgebrachten Argumente irgend zwingender Art ist. So lange man nicht weiss, dass die Circumnutation eine Combinationsbewegung ist, lässt sich allerdings aus dem Versuche Darwin's Ansicht ableiten. Nachdem aber gezeigt wurde, dass die Circumnutation, so ferne sie nicht auf einfache Wachsthumsstörungen zurückzuführen ist oder einfach gleichbedeutend mit revolutiver Nutation ist, aus einer Reihe von differenten Einzelnbewegungen sich zusammensetzt, kann man die hier vorgebrachten Thatsachen nur so deuten: die heliotropische Bewegung tritt mit den übrigen in dem Organe thätigen Nutationsformen in Combination und giebt unter günstigen Lichtverhältnissen für die Richtung des Organes den Ausschlag.

Was die Bemerkung anlangt, dass es seitliches Licht ist und nicht Oberlicht, welches ein Organ ausschliesslich befähigen soll, die Circumnutation mit Heliotropismus zu vertauschen, so liegt hier doch eine irrthümliche Auffassung vor. Jedes Licht muss Heliotropismus hervorrufen, wenn es nur eine für die Pflanze wahrnehmbare Beleuchtungs*differenz* an dem betreffenden Organe hervorruft, wenn, mit anderen Worten, an dem Organe eine Licht- und eine Schattenhälfte unterscheidbar ist; die Richtung, von welcher das Licht kommt, ist dabei ganz gleichgiltig. Dass das Oberlicht in

der Regel keinen deutlichen Heliotropismus hervorruft, liegt einfach darin, dass die Organe geotropisch aufgerichtet sind und ihnen das Oberlicht parallel zufliesst, mithin auf sie keine Wirkung ausüben kann (vgl. oben S. 50).

Auch die übrigen beim Geotropismus etc. vorgebrachten Beobachtungen zur Begründung der Behauptung, dass die Nutationsbewegungen der Pflanzentheile eine modificirte Circumnutation darstellen, sind gleicher Art und zeigen im Vereine mit den schon früher mitgetheilten Thatsachen, dass das, was von Darwin als Circumnutation angesprochen wird, in der Regel eine combinirte Bewegung ist.

Die Resultate dieses Capitels lassen folgende Verallgemeinerungen zu:

1. Jene complicirten, häufig kreisenden Bewegungen, welche Darwin als Circumnutation bezeichnete und die allen wachsenden Pflanzentheilen zukommen sollen, sind zurückzuführen entweder auf Wachsthumsstörungen oder sie stellen sich als combinirte Bewegung dar, bei welcher spontane und paratonische Nutationen betheiligt sind, oder endlich sie sind identisch mit der an windenden Pflanzen vorkommenden revoutiven Nutation.

2. Es giebt Pflanzentheile, welche diese sogenannte Circumnutation nicht zeigen, die, von sehr kleinen, oft kaum erkennbaren Störungen abgesehen, einen geradlinigen Wuchs besitzen.

3. Die Zurückführung aller Formen von Bewegungen wachsender Pflanzentheile auf Circumnutation als eine Art Urbewegung ist nicht statthaft.

Zehntes Capitel.

Zusammenfassung und Schlussbemerkungen.

In den nachfolgenden Zeilen werde ich zunächst die Hauptergebnisse der vorliegenden Schrift übersichtlich zusammenfassen und, soweit mir dies nothwendig erscheint, an jedes einzelne noch einige allgemeine Bemerkungen knüpfen.

1. Nach Darwin's Ansicht bewegen sich alle wachsenden Pflanzentheile, namentlich deren Enden continuirlich, wobei sie schraubige oder unregelmässige hin- und hergehende im Raume gelegene Bahnen beschreiben, sie circumnutiren. Dieser Bewegungsweise kömmt aber, wie meine Untersuchungen lehrten, keine allgemeine Verbreitung im Pflanzenreiche zu. Wir haben Stengel und Blätter kennen gelernt, welche ganz geradlinig sich weiter entwickeln. Es giebt Wurzeln, welche lange Zeiträume hindurch vollkommen gerade wachsen. Die von mir untersuchten einzelligen Pilze weisen einen vollkommen geraden Wuchs auf. Die Circumnutation ist mithin selbst unter den wachsenden Organen nicht allgemein verbreitet, sie kann deshalb überhaupt nicht als jene fast allen noch lebenden Pflanzentheilen eigenthümliche Urbewegung angesehen werden, als welche sie von Darwin hingestellt wurde.

2. Darwin sieht die Circumnutation als eine einstweilen nicht erklärbare Urbewegung pflanzlicher Organismen an. Nach den in diesem Buche mitgetheilten Untersuchungen hat man unter Circumnutation dreierlei verschiedene Bewegungsweisen zu verstehen. Erstens eine gewisse Unregel-

mässigkeit im Wachsthum, hervorgerufen durch nicht vollkommen regelmässigen Bau der Organe und nicht absolut gleiche Wachsthumsfähigkeit der Zellen eines Gewebes oder der Gewebe des ganzen Organs. Es sind dies die oben oft genannten „Störungen“ im (geraden) Längenwachsthum. Diese Bewegungen sind gewöhnlich sehr gering und können nur bei Vergrösserung wahrgenommen werden, hören zeitweilig, oft für längere Zeiträume, gänzlich auf und sind sowohl durch die Unregelmässigkeit der Richtung als des Verlaufes gekennzeichnet. Eine zweite, augenfälligere Form der Circumnutation ist als eine combinirte Wirkung verschiedener, sowohl spontaner als paratonischer Nutationen, also als eine combinirte Bewegung aufzufassen und kann in der mannigfaltigsten Weise zum Ausdrucke gelangen. Bei reiner undulirender Nutation, bei Ausschluss von Licht und bei verticaler Aufstellung vollzieht sich die Bewegung in einer Ebene. Kreuzt aber das Licht und die Lothlinie die Nutationsebene, so erfolgt eine durch spontane Nutation, Heliotropismus und Geotropismus hervorgerufene Bewegung, meist sehr complicirter Art, welche durch die so häufigen „Störungen“ noch verwickelter wird. Eine dritte Art der Circumnutation ist die schon lange bekannte revolutive Nutation, die Bewegungsweise der Schlinggewächse, welche indess schon in manchen nicht schlingenden Organen, z. B. in manchen undulirend nutirenden Organen (Epicotyl von *Phaseolus multiflorus* etc.) angedeutet ist.

Das Wesen der revolutiven Nutation, nämlich deren innere Ursachen und die mechanische Art ihres Zustandekommens sind uns allerdings zum grössten Theile unbekannt; aber abgesehen von dieser dritten Form ist uns die Natur der Circumnutationsbewegung im Vorhergehenden klar geworden.

Viele von den „Circumnutationen“ sind Bewegungen, welche nicht nur durch verschiedene Bewegungsweisen (spontane Nutation, Heliotropismus etc.) an einer Stelle, sondern an ganz verschiedenen Stellen eines Organes zu Stande kommen. So rollt sich die obere Krümmung des Epicotyls

eines Bohnenkeimlings auf und dabei wird jeder Punkt des betreffenden Stengelstückes nach rückwärts geschoben; der untere Theil krümmt sich aber nach vorn und da dieser mit dem oberen verbunden ist, so schiebt ersterer den letzteren wieder nach vorn, anderer complicirterer Fälle hier nicht zu gedenken.

3. Darwin führt alle Formen der spontanen und paratonischen Nutation auf Circumnutation zurück. Für ihn sind diese einzelnen Formen, z. B. Heliotropismus, Geotropismus etc. nichts anderes als Modificationen der Circumnutation. Es wurde nun in diesem Buche auf das bestimmteste der Nachweis geliefert, dass heliotropische und geotropische Organe existiren, welchen keine Spur von Circumnutation zukömmt. Obiger Satz kann mithin schon aus diesem Grunde keine allgemeine Geltung haben. Aber schon die unter 2 aufgeklärte wahre Bedeutung der Circumnutation nimmt dieser Auffassung jede thatsächliche Unterlage.

Darwin's Bestreben, alle die mannigfaltigen Bewegungsformen, welche wir als Nutationen zusammenfassen, und noch manche andere unter eine Einheit zu bringen, erscheint wohl sehr gerechtfertigt. Allein sein Versuch ist nicht geglückt. Fast alle, nämlich alle deutlicher erkennbaren „Circumnutationen“ sind Combinationsbewegungen. Die Sache verhält sich also, genauer besehen, im Vergleiche zu Darwin's Darstellung eigentlich umgekehrt. Denn Heliotropismus, Geotropismus etc. sind das Primäre, Circumnutation das Abgeleitete.

Dennoch lassen sich alle Nutationsbewegungen ungezwungen auf eine Einheit zurückführen, und diese Einheit ist einfach das Wachsthum selbst. Durch ungleichseitiges Längenwachsthum, hervorgerufen durch äussere uns bekannte Kräfte oder durch innere uns unbekannte Ursachen, bewegt sich das Organ nach dieser oder jener Seite und nimmt bestimmte Krümmungen oder Lagen an. Fassen wir die spontanen Wachsthumserscheinungen in's Auge, so lassen sich die complicirten Formen derselben in folgender Weise aus der einfachsten ableiten. Die einfachste, wahrscheinlich auch die

ursprüngliche ist das gerade Wachsthum. Wächst eine Kante des Organs am stärksten, die gegenüberliegende am schwächsten und verhalten sich die übrigen intermediär, so kömmt die einfache Nutation, zu der auch Hyponastie und Epinastie gehören, zu Stande. Die Bewegung und Krümmung des Organs erfolgt in einer Ebene. Tritt nun ein Wechsel in der Wachsthumsfähigkeit je nach der Entwickelungsstufe des betreffenden Pflanzentheiles ein, so geht die einfache Nutation in die so ausserordentlich verbreitete undulirende Nutation über. Auch hier erfolgt Bewegung und Krümmung des Organs in einer Ebene. Die Krümmung selbst ist aber bereits eine doppelte bis mehrfache. Dadurch, dass die im Längenwachsthum bevorzugte Kante schief wird, also aus einer Geraden oder einer ebenen Curve in eine Schraubenlinie übergeht, verwandelt sich successive die undulirende in die revolutive Nutation. Auf solche thatsächlich vorhandene Uebergänge dieser beiden Nutationsformen ist in diesem Buche zum ersten Male hingewiesen worden. Im Hypocotyl des Kohls haben wir die undulirende Nutation noch in ihrer reinen Form vor uns. Die Epicotyle nicht windender Papilionaceen, z. B. die von *Vicia Faba* geben schon die Spur eines Ueberganges zur revolutiven Nutation zu erkennen. Die Epicotyle windender Papilionaceen, z. B. von *Phaseolus multiflorus*, lassen aber diesen Uebergang mit grosser Schärfe hervortreten. Auch bei manchen nicht windenden Pflanzen, z. B. bei *Helianthus annuus* ist im Hypocotyl die Tendenz zur revolutiven Nutation deutlich ausgesprochen.

Inwieweit gewisse Variationsbewegungen, wie z. B. der nächtliche und der Tagesschlaf der Blätter auf Circumnutation zurückzuführen sind, wurde in dieser Schrift nicht besonders untersucht. Es ergiebt sich aber aus dem hier erläuterten Wesen der Circumnutation, dass auch die Variationsbewegungen nicht als Modificationen dieser angeblichen Urbewegung aufgefasst werden können.

4. Darwin meint, dass sowohl die Nutationsbewegungen als auch die Variationsbewegungen auf einfache Turgoränderungen zurückzuführen seien. Würde sich diese Auffassung

bestätigen, so wären diese beiden Gruppen von Bewegungen auf eine gemeinschaftliche Ursache zurückgeführt. Ich habe aber in Betreff der ersteren gezeigt, dass bei ihrem Zustandekommen der Turgor allerdings eine grosse Rolle spielt, aber den Nachweis geliefert, dass das Wachsthum, selbst nicht in seinen ersten Stadien, als eine einfache Turgorausdehnung aufzufassen ist, sondern als ein Complex von zusammengehörigen physiologischen Vorgängen. Die Nutationen sind also nicht durch blosse Turgoränderungen hervorgerufene Bewegungen, sondern wahre Wachsthumsbewegungen. Dies geht schon daraus hervor, dass sie sich nicht blos einfach unter den Bedingungen der Turgorzunahme, sondern erst unter den Bedingungen des Wachsthums vollziehen.

5. Bezüglich des Heliotropismus wird von Darwin behauptet, dass er von beleuchteten Theilen sich auch auf unbeleuchtete, ja sogar auf solche unbeleuchtete Theile übertrage, welche direct gar nicht heliotropisch sind. Der Augenschein spricht wohl sehr für die Richtigkeit dieser Ansicht; es ist aber durch genaue Versuche erwiesen worden, dass eine solche Reizübertragung nicht existirt.

Gleich den Nerven der Thiere sollen die heliotropischen Pflanzentheile für Lichtcontraste besonders empfindlich sein. Auch diese Angabe konnte nicht bestätigt werden, vor Allem deshalb nicht, weil sich zeigen lässt, dass viele Pflanzentheile durch schwache Beleuchtung im Vergleiche zu solchen, die in tiefster Finsterniss erzogen wurden, heliotropisch empfindlicher werden.

Jene Form des Heliotropismus, die von Frank aufgestellt und als Transversalheliotropismus bezeichnet, auch von Darwin angenommen wird und von ihm den Namen Diaheliotropismus erhielt, und die dadurch charakterisirt ist, dass die betreffenden Pflanzentheile die Tendenz zeigen, sich senkrecht auf das einfallende Licht zu stellen, ist nicht, wie Darwin und sein Vorgänger meinen, ein rein heliotropisches Phänomen, sondern kömmt durch die combinirte Wirkung mehrerer spontaner und paratonischer Nutationen zu Stande. In erster Linie durch negativen Geotropismus, der das Blatt

hebt, und durch negativen Heliotropismus, der es senkt. In der zum herrschenden (stärksten diffusen) Lichte senkrechten Lage wirkt das Licht hemmend auf das Wachsthum der negativ geotropischen — und noch anderer — Elemente und bringt das Organ in eine fixe Richtung, in welcher es entweder völlig geradlinig oder mit kleinen Störungen in die Länge wächst.

5. In Betreff des positiven Geotropismus hat Darwin eine ganz neue Ansicht aufgestellt. Die Schwerkraft soll die Wurzelspitze, welche bekanntlich gar nicht geotropisch ist, beeinflussen, und von hier aus soll ein Reiz ausgeübt werden auf jene im starken Wachsthum befindliche Region der Wurzel, in welcher die geotropische Krümmung sich vollzieht. Ich habe nun gezeigt, dass Wurzeln, deren Spitzen entfernt wurden, unter Umständen sich deutlich geotropisch krümmen. Ist nämlich die durch Abschneiden der Wurzelspitze bedingte Verletzung des Organs nur eine geringe, so wird die Wachsthumsfähigkeit derselben nur wenig herabgesetzt und sie behält einen gewissen Grad geotropischer Krümmungsfähigkeit. Auch bezüglich des indess noch sehr ungenau studirten Hydrotropismus, von welchem Darwin aussagt, dass auch er von der Wurzelspitze ausgehe, wurde von mir mit grosser Wahrscheinlichkeit der Nachweis geführt, dass auch hier nicht die Spitze als jener Theil angesehen werden könne, von welchem die Bewegung gegen die feuchte Fläche hin ausgeht.

6. Darwin führt alle von äusseren Kräften veranlassten Bewegungen der Wurzel auf deren Spitze zurück. Diese wird nach seiner Auffassung gereizt und überträgt den Reiz auf andere Regionen der Wurzeln, in welchen sich erst die Bewegung vollzieht. Er betrachtet diese Auffassung als eines der Hauptergebnisse seiner Untersuchungen. Dieser Auffassung sind auch die letzten Worte seines Buches gewidmet, welche folgendermassen lauten: „Es ist kaum eine Uebertreibung, wenn man sagt, dass die Spitze des Würzelchens, welche das Vermögen der Bewegung der benachbarten [illegible] [illegible] eines der niederen [illegible]

des Kopfes, erhält Eindrücke von dem Sinnesorgane und leitet die verschiedenen Bewegungen."

Dieser Auffassung stelle ich die meine gegenüber. Die Wurzelspitze, der Sitz der Zellen-Neubildung, ist offenbar ein zartes, verletzliches Organ, dessen Schädigung einen mehr oder minder grossen Einfluss auf die älteren, aber noch wachsenden Theile der Wurzel ausübt. In Folge der Verletzung wird die Wachsthumsfähigkeit der Wurzel alterirt und, so weit meine Beobachtungen reichen, nach Abtragung der ganzen Spitze stets herabgesetzt. Dies wird zur Ursache, dass gekappte Wurzeln nicht oder nur wenig geotropisch sind. Denn nach vielfachen, zum Theil auch in diesem Buche mitgetheilten Versuchsergebnissen muss ich schliessen, dass der Grad der heliotropischen oder geotropischen Krümmungsfähigkeit und wahrscheinlich der Grad jeder paratonischen Nutation, von der Wachsthumsfähigkeit desselben abhängt, in dem Sinne, dass ein und dasselbe Organ, z. B. die Wurzel einer bestimmten Pflanze, auf Licht und Schwere desto kräftiger reagirt, je wachsthumsfähiger dieselbe ist. Diese Auffassung entspricht nicht nur vollkommen den bisher bekannten Thatsachen; sie erscheint auch ganz natürlich, da ja die in Rede stehenden Phänomene Wachsthumserscheinungen sind.

Dass die Wurzel sich von der Seite abwendet, von welcher her ihre Spitze verletzt wurde, ist ganz merkwürdig, aber, wie mir scheint, nicht merkwürdiger als die in diesem Buche vollständig erklärte Thatsache, dass in normaler Richtung befindliche Organe durch äussere Kräfte (Licht, Schwerkraft) relativ so schwer aus ihrer natürlichen Richtung gebracht werden können, und durch dieselben Kräfte so leicht in ihre natürliche Lage wieder gerathen, wenn sie vorher in die umgekehrte, also in eine unnatürliche Stellung gekommen sind. In einem wie in dem andern Falle scheint mir der Vergleich mit den Sinnesorganen der Thiere nicht erlaubt zu sein, da er uns diese Erscheinungen um Nichts verständlicher macht.

Dass die sogenannten Circumnutationen der Wurzeln wegen der geringen Kraft, mit der sie sich vollziehen und wegen des geringen Weges, welchen sie beschreiben, für die Wahl des Weges, den die Wurzel im Boden einzuschlagen hat, wahrscheinlich nicht viel zu bedeuten haben, ist dem Leser wohl nahegelegt worden. Auf ein Eingehen in diese Frage habe ich aber verzichtet. —

Ich kann dieses Buch nicht abschliessen, ohne auf einige in seinem Werke über das Bewegungsvermögen enthaltene Entdeckungen, die wir Darwin's unermüdlichem Forschergeiste zu verdanken haben, hinzuweisen. Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, enthält sein neues Werk zahlreiche neue und wichtige Auffindungen. Ich hebe hier nur die allerwichtigsten hervor. Es sind dies einige von den sogenannten Circumnutations-Bewegungen, und das, was ich in diesem Buche die Darwin'sche Krümmung genannt habe.

Viele von den sog. Circumnutationen bestehen aus in der Ebene oder im Raume hin- und hergehenden Bewegungen. Solche Bewegungen vollziehen sich, wie wir gesehen haben, entweder in verschiedenen Zonen eines Organs, oder aber, und dies scheint mir von besonderer Wichtigkeit, in einer und derselben Zone des Organs und wahrscheinlich in denselben histologischen Elementen. Bedenkt man, dass diese Bewegungen auf einzelne paratonische und spontane Nutationsformen zurückzuführen sind, z. B. auf Heliotropismus und Geotropismus, so erkennt man sofort, dass die dabei in's Spiel kommenden Kräfte nicht sofort zu einem einheitlichen Effecte, zu einer Resultirenden führen, sondern zuerst ein Hin- und Herschwanken herbeiführen, indem zeitweilig die eine und dann die andere Kraft das Uebergewicht erhält. Gewöhnlich geht dem Gleichgewichtszustand ein Hin- und Herschwanken voraus; aber es ist oftmals von mir constatirt worden, dass selbst bei wenigstens anscheinender Constanz der äusseren Kräfte der Gleichgewichtszustand zeitweilig unterbrochen wird.

Diese Thatsachen erscheinen mir bedeutungsvoll und eröffnen ein neues Feld fruchtbarer Untersuchungen, die über die Natur der Nutationsbewegungen uns Aufschluss zu bringen versprechen. Inwieweit diese Erscheinungen auf photomechanische und ähnliche Inductionserscheinungen zurückzu führen sind, wird wohl in erster Linie zu untersuchen sein. —

Darwin hat gefunden, dass wenn die Spitze einer Wurzel einseitig verletzt wird, sie sich von der Seite, von welcher die Schädigung kommt, wegwendet. Alle Einflüsse, welche die Zellen beschädigen, rufen den gleichen Effect hervor.

Darwin ist der Ansicht, dass jede einseitige Berührung der Wurzelspitze in gleicher Weise wirke, was aber, wie unsere Untersuchungen zeigten, nicht richtig ist. Auch in den Fällen, in welchen er eine Berührung als Ursache der Abkrümmung bezeichnet, hat in Folge des Experimentes eine, wenn auch nur eine leichte Verletzung der Wurzel stattgefunden. Ich habe in Vorschlag gebracht, diese auf Verletzung erfolgende Abkrümmung der Wurzeln von der gefahrbringenden Seite nach ihrem Entdecker zu benennen. Die biologische Bedeutung der Darwin'schen Krümmung liegt auf der Hand. Bezüglich ihres Zustandekommens hege ich folgende Meinung. Die unbeschädigte Hälfte der Wurzelspitze wird convex, da sie stärker wächst als die verletzte. Die Zellen der letzteren verkümmern und sterben alsbald ab. Jene Längsshälfte der Wurzel aber, welche an den verletzten Theil der Spitze sich anschliesst, wird im Wachsthum im Vergleiche zur andern Hälfte begünstigt, und deshalb muss sich die Wurzel von jener Seite wegwenden, von welcher her die Verletzung erfolgte. Warum eine Begünstigung des Wachsthums gerade in der an den beschädigten Theil der Spitze angrenzenden Wurzelhälfte stattfindet, soll hier nicht genauer untersucht werden. Es sei nur Folgendes bemerkt. Da häufig unterhalb verletzter Gewebe sich reichlich eine Neubildung von Zellen und vermehrtes Wachsthum ein-

Dass die sogenannten Circumnutationen der Wurzeln wegen der geringen Kraft, mit der sie sich vollziehen und wegen des geringen Weges, welchen sie beschreiben, für die Wahl des Weges, den die Wurzel im Boden einzuschlagen hat, wahrscheinlich nicht viel zu bedeuten haben, ist dem Leser wohl nahegelegt worden. Auf ein Eingehen in diese Frage habe ich aber verzichtet. —

Ich kann dieses Buch nicht abschliessen, ohne auf einige in seinem Werke über das Bewegungsvermögen enthaltene Entdeckungen, die wir Darwin's unermüdlichem Forschergeiste zu verdanken haben, hinzuweisen. Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, enthält sein neues Werk zahlreiche neue und wichtige Auffindungen. Ich hebe hier nur die allerwichtigsten hervor. Es sind dies einige von den sogenannten Circumnutations-Bewegungen, und das, was ich in diesem Buche die Darwin'sche Krümmung genannt habe.

Viele von den sog. Circumnutationen bestehen aus in der Ebene oder im Raume hin- und hergehenden Bewegungen. Solche Bewegungen vollziehen sich, wie wir gesehen haben, entweder in verschiedenen Zonen eines Organs, oder aber, und dies scheint mir von besonderer Wichtigkeit, in einer und derselben Zone des Organs und wahrscheinlich in denselben histologischen Elementen. Bedenkt man, dass diese Bewegungen auf einzelne paratonische und spontane Nutationsformen zurückzuführen sind, z. B. auf Heliotropismus und Geotropismus, so erkennt man sofort, dass die dabei in's Spiel kommenden Kräfte nicht sofort zu einem einheitlichen Effecte, zu einer Resultirenden führen, sondern zuerst ein Hin- und Herschwanken herbeiführen, indem zeitweilig die eine und dann die andere Kraft das Uebergewicht erhält. Gewöhnlich geht dem Gleichgewichtszustand ein Hin- und Herschwanken voraus; aber es ist oftmals von mir constatirt worden, dass selbst bei wenigstens anscheinender Constanz der äusseren Kräfte der Gleichgewichtszustand zeitweilig unterbrochen wird.





